



Introdução à Zoologia

Volume Único
3ª edição
Módulos 01 a 04

Nelson Ferreira Junior
Paulo Cesar de Paiva

Secretaria de
Ciência, Tecnologia
e Inovação



GOVERNO DO ESTADO
RIO DE JANEIRO

**UNIVERSIDADE
ABERTA DO BRASIL**

MINISTÉRIO DA
EDUCAÇÃO



PÁTRIA AMADA
BRASIL
GOVERNO FEDERAL

APOIO:



FAPERJ

Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo
à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro

Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

www.cederj.edu.br

Presidente
Gilson Rodrigues

Vice-presidente de EAD
Marilvia Dansa de Alencar

Vice-presidente Científica
Monica Damouche dos Santos

Coordenação do Curso de Biologia
UENF – Marilvia Dansa de Alencar
UERJ – Celly Cristina Alves do Nascimento Saba
UFRJ – Benedita Aglai Oliveira da Silva

Material Didático

COORDENAÇÃO DE DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL

Cristine Costa Barreto

DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL E REVISÃO

Carmen Irene Correia de Oliveira
Marcia Pinheiro
Márcia Elisa Rendeiro

COORDENAÇÃO DE LINGUAGEM

Ana Tereza de Andrade

REVISÃO TÉCNICA

Marta Abdala

Departamento de Produção

DIRETORIA DE MATERIAL IMPRESSO

Marianna Bernstein

COORDENAÇÃO EDITORIAL

Jane Castellani

REVISÃO TIPOGRÁFICA

Equipe CEDERJ

PROGRAMAÇÃO VISUAL

Ana Paula Trece Pires
Cristiane Matos Guimarães

COORDENAÇÃO DE ILUSTRAÇÃO

Eduardo Bordoni

ILUSTRAÇÃO

Eduardo Bordoni
Salmo Dansa

CAPA

David Amiel

PRODUÇÃO GRÁFICA

Fábio Rapello Alencar
Ulisses Schnaider

ELABORAÇÃO DE CONTEÚDO

Nelson Ferreira Junior

Fez graduação em Zoologia no Instituto de Biologia / UFRJ, mestrado em Morfologia de Insetos no Museu Nacional / UFRJ e doutorado em Filogenia de Insetos no Instituto de Biociências / USP. Atualmente, Nelson é Professor-adjunto do Departamento de Zoologia do Instituto de Biologia da UFRJ, leciona as disciplinas “Zoologia III – Arthropoda” e “Entomologia I”, para a graduação em Ciências Biológicas, Instituto de Biologia / UFRJ e colabora na disciplina “Ecologia de Insetos Aquáticos”, para a pós-graduação em Ecologia; Instituto de Biologia / UFRJ e para a pós-graduação em Zoologia, Museu Nacional / UFRJ.

Paulo Cesar de Paiva

Fez graduação em Ciências Biológicas no Instituto de Biociências / USP, mestrado em Comunidades de Polychaeta no Instituto Oceanográfico / USP e doutorado em Bentos de Zonas Rasas no Instituto Oceanográfico / USP. Atualmente, Paulo é Professor-adjunto do Departamento de Zoologia do Instituto de Biologia da UFRJ e leciona as disciplinas “Zoologia II – Mollusca, Annelida e Echinodermata”, “Invertebrados Marinhos”, para a graduação em Ciências Biológicas, Instituto de Biologia / UFRJ; “Ecologia de Bentos de Fundos Inconsolidados, para a pós-graduação em Ecologia; Instituto de Biologia / UFRJ; e Polychaeta, para a pós-graduação em Zoologia, Museu Nacional / UFRJ.

Copyright © 2018 Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

Nenhuma parte deste material poderá ser reproduzida, transmitida e/ou gravada, por qualquer meio eletrônico, mecânico, por fotocópia e outros, sem a prévia autorização, por escrito, da Fundação.

F383i

Ferreira Junior, Nelson.

Introdução à Zoologia. Volume único. / Nelson Ferreira Junior, Paulo Cesar de Paiva. – 2. ed. - Rio de Janeiro : Fundação Cecierj, 2018. (Módulos 01 a 04).

500p.; 19 x 26,5 cm.

ISBN: 978-85-458-0122-1

1. Zoologia. 2. Biologia. 3. Homologia. I. Paiva, Paulo Cesar de. 1. Título.

CDD: 592

Referências bibliográficas e catalogação na fonte, de acordo com as normas da ABNT.
Texto revisado segundo o novo Acordo Ortográfico da Língua Portuguesa.

Governo do Estado do Rio de Janeiro

Governador
Wilson Witzel

Secretário de Estado de Ciência, Tecnologia e Inovação
Leonardo Rodrigues

Universidades Consorciadas

**CEFET/RJ - Centro Federal de Educação Tecnológica
Celso Suckow da Fonseca**
Diretor-geral: Carlos Henrique Figueiredo Alves

FAETEC - Fundação de Apoio à Escola Técnica
Presidente: Alexandre Sérgio Alves Vieira

**IFF - Instituto Federal de Educação, Ciência e
Tecnologia Fluminense**
Reitor: Jefferson Manhães de Azevedo

**UNEF - Universidade Estadual do Norte Fluminense
Darcy Ribeiro**
Reitor: Luis César Passoni

UERJ - Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Reitor: Ruy Garcia Marques

UFF - Universidade Federal Fluminense
Reitor: Antonio Claudio Lucas da Nóbrega

**UFRJ - Universidade Federal do Rio de
Janeiro**
Reitora: Denise Pires de Carvalho

**UFRRJ - Universidade Federal Rural do Rio
de Janeiro**
Reitor: Ricardo Luiz Louro Berbara

**UNIRIO - Universidade Federal do Estado do
Rio de Janeiro**
Reitor: Luiz Pedro San Gil Jutuca

SUMÁRIO

Aula 1 - Introdução ao Reino Animalia _____	7
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 2 - Biologia comparada e escolas sistemáticas _____	19
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 3 - Homologia e série de transformação de caracteres _____	31
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 4 - Caracteres compartilhados e homoplasias _____	41
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 5 - Agrupamentos taxonômicos _____	53
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 6 - Métodos de análise cladística - Parte I _____	65
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 7 - Métodos de análise cladística - Parte II _____	79
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 8 - Métodos de análise cladística - Parte III _____	89
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 9 - Classificação zoológica e taxonômica - Parte I _____	101
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 10 - Classificação zoológica e taxonômica - Parte II _____	113
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 11 - Classificação zoológica e taxonômica - Parte III _____	127
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 12 - Introdução à Biogeografia _____	143
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 13 - Períodos biogeográficos _____	159
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 14 - Origem dos metazoários _____	169
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 15 - Arquitetura animal – Parte I _____	185
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	

Aula 16 - Arquitetura animal – Parte II	199
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 17 - Origem do mesoderma	209
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 18 - Celoma, metameria e a diversidade animal	221
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 19 - Origem evolutiva do celoma e da metameria	235
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 20 - Diversidade do Reino Animalia	247
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 21 - Suporte, locomoção e fluatuabilidade	269
<i>Nelson Ferreira Junior</i>	
Aula 22 - Suporte e locomoção em esqueletos moles	283
<i>Nelson Ferreira Junior</i>	
Aula 23 - Suporte e locomoção em esqueletos rígidos	299
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 24 - Mecanismos de captura de alimento	321
<i>Nelson Ferreira Junior</i>	
Aula 25 - Digestão	341
<i>Nelson Ferreira Junior</i>	
Aula 26 - Trocas gasosas	355
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 27 - Transporte e sistema circulatório	377
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 28 - Excreção e regulação osmótica e iônica	393
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 29 - Sistema nervoso	417
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 30 - Sistema sensorial	435
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Aula 31 - Reprodução	459
<i>Nelson Ferreira Junior / Paulo Cesar de Paiva</i>	
Exercícios de fixação	475
Gabarito	481
Referências	497

Introdução ao Reino Animalia

AULA

1

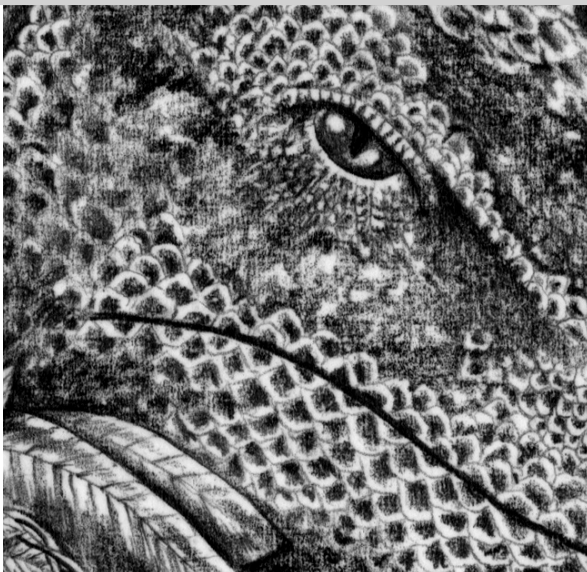
objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer o ramo da Biologia denominado Zoologia.
- Aprender quando e onde os animais surgiram.
- Definir os diferentes tipos de ambientes onde os animais habitam.

Pré-requisitos

Disciplinas:
Diversidade dos
Seres Vivos e
Dinâmica da Terra.



O REINO ANIMAL

Como visto na disciplina Diversidade dos Seres Vivos, atualmente, os organismos estão agrupados em três domínios: Bactéria, Archea e Eukarya. Os organismos eucariontes (com núcleo verdadeiro) estão divididos em quatro diferentes Reinos: Fungi, Protista, Plantae e Animalia.

Nesse curso, você será apresentado ao Reino Animalia ou Reino Animal. Estudá-lo é como fazer uma viagem exploratória pelos diversos caminhos de um mundo imenso e pouco conhecido.

O Reino Animal, o maior entre todos, foi definido, em 1735, pelo naturalista sueco **CAROLUS LINNAEUS** como o de “objetos naturais que crescem, vivem e sentem” em contraste com as plantas, que “crescem, vivem mas não sentem”, e com os minerais, que “crescem, mas não vivem e nem sentem”. Atualmente, considera-se como animal o organismo eucarioto:

- multicelular (constituídos por mais de uma célula, com diferentes funções e dependentes entre si);
- heterotrófico (não sintetizam seu próprio alimento, necessitando nutrir-se de outros organismos) e potencialmente móvel (apresentam células ou tecidos que permitem a movimentação, mesmo que estes organismos vivam fixos em um **SUBSTRATO**, como por exemplo, uma ostra);
- provido de células gaméticas (aquelas geneticamente diferenciadas que são responsáveis pela reprodução sexuada do organismo);
- provido de tecidos distintos (além das células gaméticas); e que apresenta reprodução sexual e meiose.

CAROLUS LINNAEUS

Ver verbete na aula Classificação Zoológica e Taxonômica.

SUBSTRATO

Estrutura de origem animal, vegetal ou mineral que serve de suporte ou anteparo para determinados organismos.

Ex.: a rocha para uma ostra, o tronco para uma formiga e a baleia para uma craca.

Até o momento, mais de 1 milhão de espécies animais viventes foram descritas, além de muitas espécies já extintas, conhecidas, principalmente, através de seu registro fóssil ou de exemplares de museus (**Quadro 1.1**).

Esta diversidade é tão grande que nenhum ser humano seria capaz de conhecê-la totalmente. Uma pessoa que se dedicasse a estudar todos os animais, examinando uma espécie por hora, em uma jornada de trabalho de oito horas diárias, não teria finalizado sua tarefa após 3 séculos.

Quadro 1.1: Diversidade Animal – número aproximado de espécies dos principais grupos.

Placozoa (1)	Nematomorpha (230)	Onychophora (80)
Mesozoa (100)	Priapulida (15)	Mollusca (50.000)
Porifera (9.000)	Acanthocephala (700)	Brachiopoda (335)
Cnidaria (9.000)	Entoprocta (150)	Ectoprocta (4.500)
Ctenophora (100)	Loricifera (15)	Phoronida (15)
Platyhelminthes (20.000)	Annelida (15.300)	Chaetognatha (100)
Nemertea (900)	Sipuncula (250)	Echinodermata (7.000)
Gnathostomulida (80)	Tardigrada (400)	Hemichordata (85)
Rotifera (1.800)	Arthropoda:	Chordata:
Gastrotricha (450)	Cheliceriformes (65.000)	Urochordata (3.000)
Kinorhyncha (150)	Crustacea (35.000)	Cephalochordata (23)
Nematoda (12.000)	Atelocerata (985.000)	Vertebrata (47.000)

Fonte: Modificado de Brusca & Brusca (1991).

A diversidade animal também é notável no que se refere às suas formas (água-viva, lombriga, estrela-do-mar, mosca, lula gigante, tubarão, ema, elefante, baleia, ser humano), ou à sua escala de tamanho, variando de menos de 1mm, para pequenos vermes, até 30 metros de comprimento, como é o caso da baleia-azul (**Figura 1.1**).

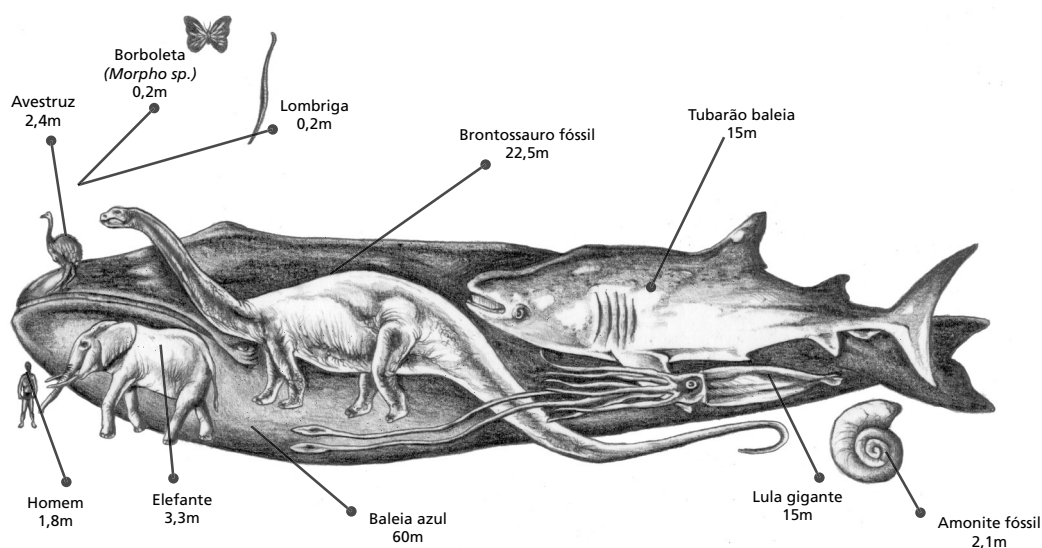


Figura 1.1: Escalas de tamanho do Reino Animal.

QUANDO E ONDE SURGIRAM OS ANIMAIS

O registro fóssil é o único meio direto de se observar a história evolutiva da vida na Terra. Esse registro, encontrado em rochas sedimentares formadas em épocas passadas, representa vestígios de ancestrais de organismos atuais e de organismos que alcançaram o seu apogeu e que desapareceram completamente (**Quadro 1.2**, mais adiante nesta aula). Contudo, o registro fóssil é por demais incompleto para documentar a origem da vida.

O Reino Animal é um dos poucos a apresentar um registro fóssil bastante promissor. **Mas quando você acha que surgiu a vida animal no nosso planeta?** Para responder a esta pergunta, vamos ver um pouco dos períodos geológicos da Terra.

As evidências sugerem que os animais se originaram nos oceanos, conquistando todos os ambientes marinhos disponíveis. Os registros mais antigos de animais são datados do período **PRÉ-CAMBRIANO**, com cerca de 640 **M.A.**, e são denominados de fauna de Ediacara. O registro fóssil dessa fauna é representado por animais de corpo mole, que provavelmente não pertencem a nenhum dos filos atuais. Ao final do Pré-Cambriano, a maior parte de sua fauna foi extinta, sendo substituída pela do período seguinte denominado Cambriano.

O **CAMBRIANO**, há cerca de 590 m.a., dá início à Era Paleozóica. Ele é marcado pelo abundante aparecimento de diversas formas de não-vertebrados, como artrópodes, equinodermos e moluscos. É bastante provável que todos os filos animais tenham se diferenciado antes ou durante esse período.

No Cambriano, eram encontrados artrópodes trilobitas; braquiópodes; moluscos gastrópodes, bivalves e cefalópodes; poríferos; equinodermos; cnidários; anelídeos; nemertinos etc. Tais animais, além dos representantes de cerca dos 10 filos completamente extintos, encontram-se bem preservados em diversos sítios paleontológicos. Destaca-se o de Burgess, localizado na Colúmbia Britânica (Canadá). É desse período o primeiro registro de vertebrados.

O **ORDOVICIANO**, cerca de 505 m.a., registra uma grande variedade de animais não-vertebrados. Nesse período, ocorreu um grande aumento na diversidade de grupos celomados que se alimentavam de material em suspensão na água e de peixes sem mandíbulas e sem nadadeiras.

PRÉ-CAMBRIANO

M.A.

milhões de anos atrás.

CAMBRIANO

ORDOVICIANO

Ao final do Ordoviciano, muitos grupos marinhos extinguíram-se. Tal extinção coincidiu com um acentuado rebaixamento do nível do mar, denominado regressão marinha.

No **SILURIANO**, cerca de 438 m.a., houve um novo aumento na diversidade animal. Os mares, nesse período, estavam repletos de artrópodes Eurypterida. Surgiram os placodermos, peixes que possuíam mandíbulas, e, em alguns casos, estruturas parecidas com nadadeiras. Nesse período, surgiram as primeiras evidências de que alguns grupos animais teriam invadido o ambiente continental.

O **DEVONIANO**, cerca de 408 m.a., apresentou uma grande diversificação de não-vertebrados, principalmente de animais que formam corais, de trilobitas e de **AMONITES**. Esse período também foi marcado pelo pico da diversificação dos agnatos e dos placodermos. Durante o Devoniano, denominado Era dos Peixes, originaram-se os peixes cartilaginosos ou condríctes e os peixes ósseos ou osteíctes. Os anfíbios e os insetos com asas também apareceram nesse período. Ao final do Devoniano, aparentemente coincidindo com uma nova regressão marinha, ocorreu uma extinção em massa de não-vertebrados marinhos.

No **CARBONÍFERO**, cerca de 360 m.a., ocorreu uma grande diversificação de insetos, tais como: gafanhotos, baratas, cigarras etc. Houve ainda uma grande diversificação dos anfíbios, muito dos quais eram enormes (mais de 4 metros), tendo a grande maioria se extinguido ao final do período. É desse período o registro dos primeiros répteis.

No **PERMIANO**, último período da era Paleozóica com cerca de 286 m.a., ocorreu uma grande diversificação na maioria das ordens de insetos. Há então um aumento na diversidade dos répteis, incluindo formas semelhantes aos mamíferos, e um declínio na dos anfíbios. Nesse período, houve a maior extinção em massa da história dos seres vivos, principalmente entre os não-vertebrados marinhos. No mar, os trilobitas, que já estavam sofrendo um declínio, desapareceram e os amonites, que continuavam a se proliferar, juntamente com os corais de antozoários e com os equinodermos crinóides etc. declinaram acentuadamente. Entre os peixes e os grupos terrestres ocorreram extinções menos importantes.

A partir dessa panorâmica, você já pode ter uma idéia do que ocorreu com os seres vivos durante o Paleozóico. Veja agora o que ocorreu nas eras seguintes.

SILURIANO

DEVONIANO

AMONITES
Cefalópodes
revestidos por
conchas semelhantes
às lulas.

CARBONÍFERO

PERMIANO

MESOZÓICA**PANGÉIA**

de Pan = tudo, total
+ ge(o) = terra + ia.
Ver mapa na Aula
1 de Introdução à
Biogeografia.

TRIÁSSICO

No início da era **MESOZÓICA**, os continentes encontravam-se reunidos em apenas uma massa de terra denominada **PANGÉIA**. Após o Permiano, a Pangéia começou a se separar, pelo processo chamado tectônica de placas, formando dois outros continentes, um ao norte, denominado Laurásia, e outro ao sul, denominado Gondwana.

No período **TRIÁSSICO**, houve uma nova diversificação da fauna de não-vertebrados marinhos, com a segunda grande proliferação dos amonites. No ambiente terrestre, os répteis experimentaram um grande aumento na sua diversidade, e este período passou a ser denominado, popularmente, Idade dos Répteis. Foi quando surgiram os primeiros dinossauros e os primeiros mamíferos. Ao final do Triássico, ocorreu também uma grande extinção da fauna.

JURÁSSICO

O período **JURÁSSICO**, cerca de 213 m. a., é marcado por uma nova diversificação dos amonites e de outros grupos de não-vertebrados. Os anfíbios primitivos extinguíram-se ao final do Triássico, mas os primeiros sapos apareceram no Jurássico Médio e as salamandras surgiram no final desse mesmo período. Os dinossauros diversificaram-se e surgiram as primeiras aves e os mamíferos arcaicos.

CRETÁCEO

O **CRETÁCEO**, cerca de 144 m.a., é caracterizado pelo grande aumento na diversidade de não-vertebrados marinhos, de amonites e de dinossauros. No Cretáceo Superior, os mamíferos marsupiais ou Metatheria e os placentários ou Eutheria tornaram-se distintos.

Ao final desse período, houve uma grande regressão marinha e a segunda grande extinção da fauna. Os amonites e os dinossauros, que já vinham declinando, e os pássaros arcaicos extinguíram-se. A extinção foi mais intensa entre o plâncton marinho e os não-vertebrados bentônicos, e menos intensa entre os peixes e os pequenos vertebrados terrestres, com menos de 25kg.

À era Mesozóica seguiu-se a Cenozóica. Veja o que ocorreu em seus períodos.

TERCIÁRIO

O período **TERCIÁRIO**, cerca de 65 m.a., é marcado pela grande diversificação dos insetos polinizadores, pássaros e mamíferos. O final do Terciário (Plioceno), assim como o início do Quaternário (Pleistoceno), chama atenção pelo grande número de formas que atingiu o gigantismo, tais como: gliptodontes (*Haplophorus euphractus*), mamutes e mastodontes (*Mammuthus trogontherii*, *Mammuthus americanus*), preguiças-gigantes (*Eremotherium laurillardii*, *Megatherium americanum*, *Mylodonopsis ibseni*), tatus-gigantes (*Holmesina paulacoutoi*) etc. Ao final desse período e começo do seguinte, ocorreu a extinção de grandes mamíferos.

O período **QUATERNÁRIO**, iniciado há aproximadamente 2 milhões de anos, é representado por animais parecidos com aqueles existentes atualmente ou pelos mesmos que hoje encontramos.

O **Quadro 1.2** que você verá em seguida mostra, de forma esquemática, os principais eventos que caracterizaram cada período.

Quadro 1.2: Períodos geológicos e seus principais eventos.

Era	Período	Época	Idade (Ma)	Principais eventos na história da Terra
Pré-Cambriano Arqueozóico e Proterozóico	Fósseis mais antigos	Vendiano	4.500	Formação da Terra e desenvolvimento da litosfera, da hidrosfera e da atmosfera. Desenvolvimento da vida na hidrosfera.
			2.500	Mudanças na litosfera produzem as principais massas de terra e áreas de mares rasos. Surgem organismos multicelulares – algas, fungos, e muitos não-vertebrados. Os primeiros fósseis animais aparecem há 700 milhões de anos aproximadamente.
			670	Diversificação de não-vertebrados multicelulares, principalmente criaturas de corpo mole.
Paleozóico	Cambriano		590	Clima morno. Extensos mares rasos nas regiões equatoriais. Algas abundantes. Registro fóssil de trilobitas e braquiópodes variados. Primeiro registro de vertebrados aparece ao término do período.
	Ordoviciano		505	Clima esquentando. Mares rasos atingem sua máxima extensão. Algas ficam mais complexas; plantas vasculares podem ter ocorrido. Grande variedade de não-vertebrados; peixes sem nadadeiras.
	Siluriano		438	Clima morno. Radiação de plantas terrestres. Abundância de Eurypterida em ambientes aquáticos; surgimento dos artrópodes terrestres e dos primeiros gnatostomados.
	Devoniano		408	Clima frio; bacias de água doce se desenvolvem. Surgimento das primeiras florestas. Primeiros insetos alados; origem e diversificação dos peixes cartilaginosos e ósseos, com desaparecimento das formas sem nadadeiras; aparecimento de tetrápodes. Extinção massiva.
	Carbonífero		360	Clima geralmente morno e úmido, mas com alguma glaciação meridional. Florestas alagadas de esfenopsídeos, licópsídeos e samambaias. Radiação das primeiras ordens de insetos; grande diversidade de anfíbios especializados; primeiros répteis.
	Permiano		286	Glaciações. Clima frio, esquentando progressivamente para o Triássico. Florestas de glossoptérida; radiação de répteis, incluindo formas semelhantes aos mamíferos; declínio dos anfíbios; diversificação das ordens de insetos. Extinção massiva no final do período.
Mesozóico	Triássico		248	Clima morno; desertos extensos. Domínio das gimnospermas; aparecimento das primeiras angiospermas, dinossauros e mamíferos; diversificação de não-vertebrados marinhos.
	Jurássico		213	Deriva continental; Pangéia, único continente existente, se divide em Laurásia (ao norte) e Gondwana (ao sul). Clima morno e estável. Domínio de gimnospermas. Grande diversidade de dinossauros; primeiros pássaros; mamíferos arcaicos; radiação dos amonites.
	Cretáceo		Inferior	144
		Superior	100	
Cenozóico	Terciário	Paleoceno	65	Culminação das montanhas, seguida por erosão; invasões marinhas; continentes ocupam posições próximas às atuais. Tendência à aridez no Terciário, com repetidas glaciações. Desenvolvimento de gradiente longitudinal de temperatura. Radiação dos mamíferos, pássaros, angiospermas e insetos polinizadores; extinção dos grandes mamíferos; evolução humana; surgimento das civilizações.
		Eoceno	54	
		Oligoceno	38	
		Mioceno	24	
		Plioceno	5	
	Quaternário	Peistoceno	2	
		Recente	0.01	

Fonte: Modificado de Brusca & Brusca (1991) e Carvalho (2000).

ONDE VIVEM OS ANIMAIS

Os animais habitam todos os ambientes conhecidos do Planeta Terra. Eles são encontrados desde as mais profundas fossas marinhas até os mais altos picos continentais, suportando temperaturas que variam de -80 °C, nos pólos, até cerca de 100 °C em fontes de águas quentes. Nesses ambientes, os animais sofrem diferentes pressões seletivas, o que acarreta uma grande diversificação das espécies.

Devido à sua grande variedade, os ambientes recebem denominações distintas que serão úteis no estudo dos grupos animais e de suas adaptações ao meio em que vivem. Por exemplo, a primeira divisão do Planeta Terra, quanto à ocupação pelos organismos, é em Meio Aquático e em Meio Aéreo.

Antes de falarmos deles, saiba que nesta divisão não há o “meio terrestre”. Não vamos, por enquanto explicar o motivo. Comece a pensar nesta questão e, no final da aula, responda ao exercício proposto.

Meio aquático

A maior parte do meio aquático é constituída pelos ambientes marinhos que são divididos, segundo o ambiente físico onde vivem os animais, em Fundo e em Coluna d’água.



O ambiente marinho divide-se em: Fundo d’água e Coluna d’água.

Fundo d’água

Os fundos são cobertos por sedimentos (substratos moles) ou por substratos duros, como rochas, corais ou outros organismos. Estes fundos são usualmente classificados quanto à topografia e quanto à profundidade, nas seguintes regiões:

- **Entre-marés** – regiões que ficam periodicamente expostas ao ambiente aéreo, durante os períodos de marés baixas. É o caso das praias, costas rochosas, manguezais etc.
- **Sublitoral** – região que se localiza na **PLATAFORMA CONTINENTAL**. É uma das regiões mais ricas em organismos do ambiente marinho.
- **Batial** – região que corresponde aos fundos marinhos que recobrem o **TALUDE CONTINENTAL**.

PLATAFORMA CONTINENTAL

Trecho dos continentes situado sob a água, caracterizado pela baixa profundidade, cerca de 200 metros, e pela topografia suave.

TALUDE CONTINENTAL

Borda dos continentes que se estende até o assoalho oceânico. É caracterizada por sua grande inclinação, ao contrário da plataforma continental, apresentando uma grande variação de profundidade, de 200 até cerca de 3.000 metros.

FOSSAS OCEÂNICAS

Verdadeiras fendas submarinas que podem atingir até 10.000 metros de profundidade.

- **Abissal** – região que cobre o assoalho oceânico, caracterizada pela sua grande profundidade de cerca de 3.000 a 6.000 metros, ocupando a maior parte do fundo do mar.
- **Hadal** – região correspondente às **FOSSAS OCEÂNICAS**.

Coluna d'água

A coluna de água, que recobre o fundo ou bacias oceânicas, também pode ser dividida da seguinte maneira:

- **Zona Nerítica**, constituída pela coluna de água que se localiza sobre a plataforma continental.
- **Zona Oceânica**, correspondendo à coluna de água que recobre todo o resto do oceano.

Os organismos também são classificados, conforme o ambiente físico que ocupam, em dois domínios: o Pelágial, ou Domínio Pelágico; e o Bentos, ou Domínio Bentônico.

PELÁGICO

O **DOMÍNIO PELÁGICO** abrange os organismos que vivem envolvidos pela água do mar e não no fundo oceânico. Estes organismos podem estar apenas suspensos, sendo levados pelas correntes marinhas por não conseguir vencê-las com a sua locomoção, como no caso do Plâncton, ou podem se movimentar na água, conseguindo, literalmente, “nadar contra a corrente” constituindo o que se denomina Nécton.

O Plâncton é constituído, geralmente, por pequenos organismos. Entre os animais planctônicos encontram-se, principalmente, pequenos crustáceos e larvas de outros animais típicos do Nécton ou do Bentos.

O Nécton é representado pelos peixes, lulas, golfinhos, baleias, focas, tartarugas etc.

BENTÔNICO

O **DOMÍNIO BENTÔNICO** é caracterizado pelos organismos que vivem associados ao fundo ou substrato. São denominados de bentônicos os animais pertencentes a uma grande variedade de grupos bem conhecidos, como: estrelas-do-mar, esponjas, corais, caramujos, mexilhões, mariscos, siris, caranguejos etc.

Com a invasão dos continentes pelos animais, novos ambientes foram conquistados. Alguns destes ambientes também são aquáticos e geralmente constituídos por uma água com poucos íons dissolvidos denominada água doce (embora tenha este nome apenas por não ser salgada).

Esta invasão, apesar das diferenças químicas entre a água do mar e a água doce, foi bem-sucedida para muitos grupos animais como: caramujos, insetos, vermes, caranguejos, sanguessugas, peixes etc (Figura 1.2). Tais ambientes apresentam diferenças: podem ser permanentes ou provisórios, ou suas águas podem estar em constante movimento ou paradas. Apresentam, portanto, faunas diferentes com adaptações próprias.

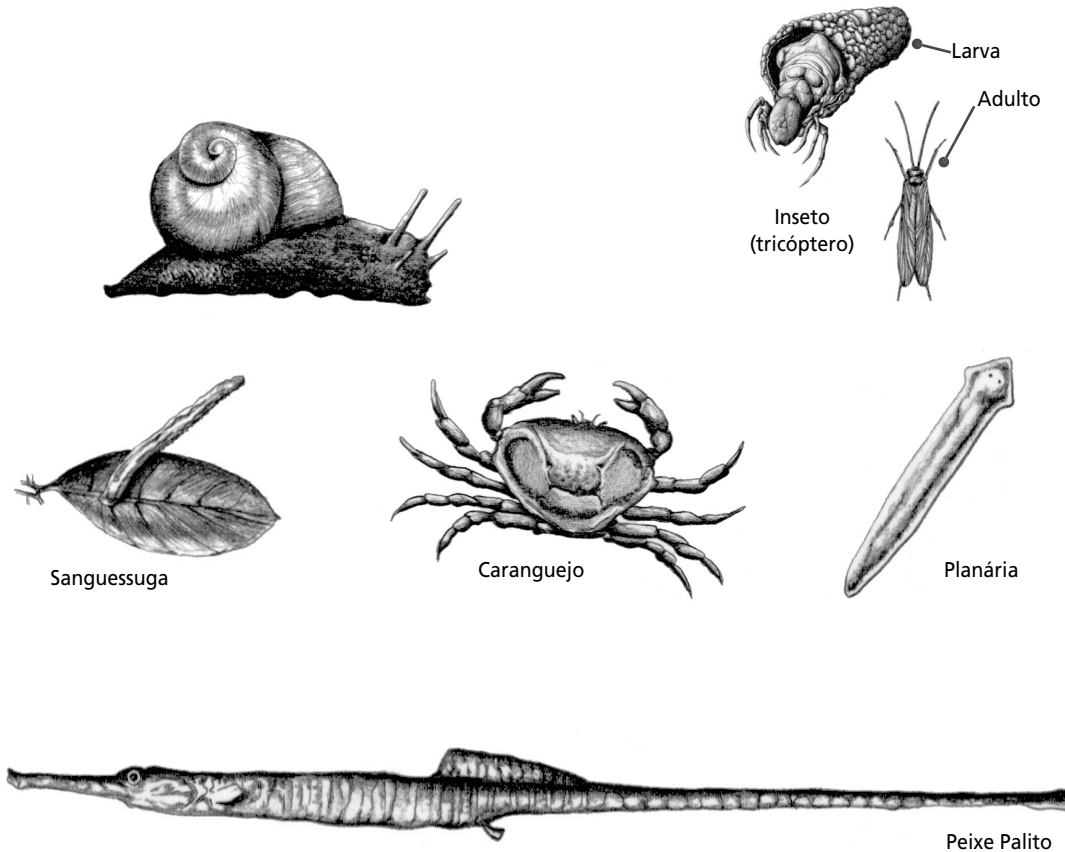


Figura 1.2: Animais de água doce.

Os rios, córregos e cachoeiras são denominados ambientes Lóticos e caracterizam-se pelo constante movimento da água. Os ambientes cuja movimentação de água é bem mais restrita são denominados Lênticos, sendo representados por lagos, lagoas, lagunas, represas, poças de chuva, pratinhos de vasos, pneus velhos etc. Os organismos que vivem nos ambientes de água doce, também denominados Dulciaquícolas, são classificados com relação à ocupação do ambiente físico da mesma forma que os organismos marinhos, isto é, em Plâncton, Nécton e Bentos.

Meio aéreo

No meio aéreo, a grande maioria dos animais está diretamente associada ao substrato. O ar, pela sua pequena densidade, dificulta a manutenção de animais em suspensão, sendo pouco ocupado. Repare que um pássaro, por exemplo, não se mantém no ar, voando, da mesma forma ou com a mesma facilidade com a qual um peixe se mantém nadando. Animais como insetos, aves, morcegos etc. ocupam, efetivamente, o ambiente aéreo; porém o fazem geralmente de forma temporária, passando nele pelo menos uma parte do seu ciclo de vida.

O substrato do meio aéreo, no entanto, apresenta uma grande diversidade de ambientes, que, geralmente está associado não apenas ao ambiente físico, mas principalmente ao tipo de vegetação. As grandes formações vegetais são utilizadas para denominar ambientes como: Floresta Tropical, Floresta Temperada, Cerrado, Savana, Restinga, Tundra, Deserto etc.

Como você pode observar, o ser humano, especialmente os cientistas, tem o hábito de classificar e ordenar tudo, ou pelo menos o conhecimento. É claro que a natureza é contínua, sendo as classificações apenas artifícios para uma melhor compreensão e descrição dos ambientes e organismos.

O QUE É ZOOLOGIA?

Depois de ver as espécies animais, quando elas surgiram no planeta e os meios nas quais vivem, você já deve ter uma idéia do que é Zoologia. A Zoologia é a ciência que estuda os animais sob os mais diversos aspectos, como as diferentes formas do corpo, seu funcionamento e suas relações com o meio ambiente.

Para estudar Zoologia, é necessário entender por meio de estudos comparativos como os diferentes grupos animais se relacionam. Quando esses aspectos da vida animal forem o resultado de processos evolutivos, os estudos comparativos nos permitirão compreender a história da vida na Terra. Pelo fato de uma pessoa não poder observar diretamente a história evolutiva dos organismos, é necessário recorrer a metodologias científicas que permitam reconstruí-la. Este tipo de abordagem é parte integrante do ramo da Biologia denominado Biologia Comparada.

Nas próximas aulas, apresentaremos mais detalhadamente esse ramo da Biologia.

RESUMO

Nesta aula, você viu que o reino animal é aquele que agrupa organismos multicelulares, que são heterotróficos, potencialmente móveis, providos de células gaméticas e tecidos distintos e apresentam reprodução sexual com meiose. É o maior reino, sendo conhecidas atualmente cerca de 2 milhões de espécies. Através do registro fóssil, acredita-se que tais espécies tenham se originado nos fundos oceânicos há mais de 600 m.a. e sofrido uma série de radiações (divisões em várias espécies) e extinções até os dias de hoje. Você aprendeu que, ao longo deste tempo, as espécies conquistaram todos os ambientes do planeta, invadindo o ambiente continental aquático e terrestre e que elas, atualmente, habitam desde as maiores profundezas oceânicas até os mais altos picos continentais. O estudo dos animais, sob os mais diferentes aspectos, é o campo da Zoologia, que utiliza-se de análises comparativas entre os diversos grupos animais para compreender a história evolutiva da Terra.

EXERCÍCIOS AVALIATIVOS

Considerando os temas abordados nesta aula, você poderia dizer:

Por que organismos como uma alga, uma bactéria e um fungo não são considerados animais, enquanto um mexilhão, uma esponja-do-mar e um carrapato o são?

Por que o meio ambiente habitado pelos animais é dividido em Meio Aquático e Meio Aéreo, não incluindo o Meio Terrestre ? Uma dica. Pense no critério utilizado para dividir o planeta Terra em Meio Aquático e Meio Aéreo e na questão do substrato.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Considerando o enfoque evolutivo da disciplina Introdução à Zoologia, no decorrer desse primeiro Módulo, serão apresentadas as bases metodológicas do Cladismo.

Na próxima aula, veremos como a Zoologia pode contribuir para a reconstrução da história evolutiva dos grupos através da Biologia Comparada. Serão descritas de forma breve, as principais escolas de pensamento que concorreram para a ordenação do conhecimento biológico.

Biologia comparada e escolas sistemáticas

AULA

2

objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer noções básicas acerca dos métodos de reconstrução da história evolutiva dos organismos.
- Compreender os fundamentos das diferentes escolas sistemáticas.

Pré-requisito

Disciplina:
Diversidade dos Seres Vivos.



INTRODUÇÃO

Como você viu na aula anterior, a Zoologia deixou de ser uma ciência puramente descritiva para se tornar uma ciência com objetivos mais amplos. Atualmente, além de descrever a diversidade animal, ela procura também estabelecer relações entre os animais e entre estes e o meio ambiente.

Desta forma, faz-se necessária uma introdução aos métodos de estudo comparativos utilizados nesta nova óptica da Zoologia. Dependendo do enfoque, a Biologia pode ser desmembrada em dois ramos principais: Biologia Geral e Biologia Comparada.

BIOLOGIA GERAL E BIOLOGIA COMPARADA

Na Biologia Geral, são estudados os processos biológicos dos organismos, caso a caso.

Um fisiologista, por exemplo, pode estudar como funciona um determinado órgão excretor, como ele filtra os líquidos corpóreos e/ou como reabsorve íons e moléculas.

Um bioquímico pode estar interessado em estudar o funcionamento de uma determinada proteína, verificando a que temperatura ela desnatura, ou seja, tem suas características alteradas, a qual sítio se liga, e assim por diante.

De forma similar, um zoólogo pode estar interessado no comportamento de uma espécie de macaco, passando a observar como ele corteja a fêmea, como se comporta perante o grupo e quais estratégias utiliza para obter alimento.



Portanto, o objeto de estudo da Biologia Geral é um organismo, um órgão ou uma determinada molécula, não requerendo, na maioria dos casos, um estudo comparativo que permita estabelecer grau de parentesco ou ancestralidade.

A Biologia Comparada, por sua vez, representa o ramo que estuda diferentes grupos de organismos, comparando-os quanto às suas formas ou estruturas.

Um fisiologista, neste ramo da Biologia, pode comparar as diversas estruturas excretórias observadas em diferentes grupos de animais e, dessa forma, avaliar o que é comum aos vários grupos e o que lhes é diferente.

Já um bioquímico pode estudar a ocorrência de uma determinada proteína, em diferentes grupos animais. Esse mesmo pesquisador pode avaliar a similaridade entre elas e a possível relação entre a existência dessas proteínas em determinados organismos, associando-as ao tipo de vida dos organismos ou ao ambiente onde vivem.

Um zoólogo pode estudar a ocorrência de uma determinada estrutura ou de um comportamento em diferentes grupos animais: pode comparar o comportamento de cortejo do macho de um macaco ao de uma ave e ao de um inseto.

Estudos comparativos permitem avaliar se uma determinada estrutura, ou um determinado comportamento, surgiu de forma independente nos diversos grupos. O surgimento independente pode ter ocorrido como uma adaptação ao ambiente e ao modo de vida.

Tal estrutura ou comportamento, que ocorre em diversos grupos, pode ter sido herdado de um ancestral comum a estes, estabelecendo, portanto, um grau de parentesco.

A Biologia Comparada tem uma visão evolutiva sem a qual se torna difícil a compreensão dos aspectos naturais e da diversidade biológica. Logo, a Biologia Comparada, em um sentido amplo, é o estudo da diversidade biológica numa perspectiva histórica.

Como visto anteriormente, nesse novo enfoque, a Zoologia estuda os animais numa perspectiva comparativa e histórica.

DIVERSIDADE BIOLÓGICA

O estudo da Biologia Comparada requer um conhecimento da diversidade biológica, que pode expressar-se por, pelo menos, duas formas:

- diversidade de organismos;
- diversidade de caracteres dos organismos, ou seja, de estruturas, moléculas e comportamentos.



Um pouco da diversidade biológica já foi vista na disciplina Diversidade dos Seres Vivos, no período anterior.

Para um leigo, pode parecer que a diversidade biológica é pequena e bem conhecida. No entanto, trata-se de uma visão muito restrita, já tendo sido descritas cerca de 5 milhões de espécies de animais, como pode ser observado na **Figura 2.1**, plantas e demais grupos.

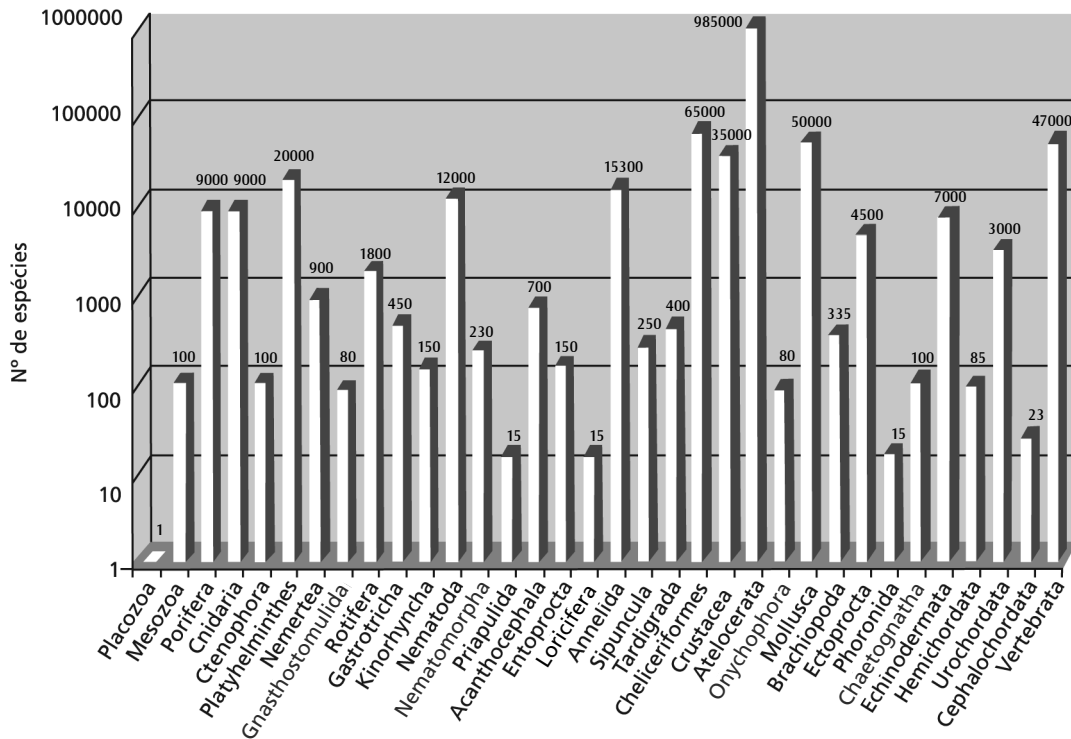


Figura 2.1: Número aproximado de espécies descritas para cada grupo animal.

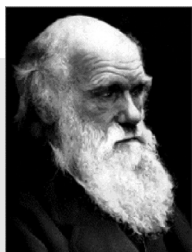
Estudos efetuados em florestas tropicais mostram que a diversidade nesses ambientes é muito maior do que se conhece atualmente. Estima-se que o número de artrópodes pode chegar a mais de 2 milhões de espécies. Além disso, muitas espécies marinhas de grandes profundidades são, praticamente, desconhecidas. Dessa forma, acredita-se que a diversidade biológica é muito maior do que se conhece atualmente.

A Biologia Comparada compõe-se de três elementos distintos:

- descrição dos organismos e das semelhanças e diferenças nas suas características;
- história dos organismos no tempo;
- história da distribuição destes organismos no espaço.

SISTEMÁTICA E TAXONOMIA

São termos geralmente considerados como sinônimos. Significam o estudo da diversidade orgânica e do tipo de relacionamento existente entre populações, espécies ou grupos de organismos, incluindo a teoria e prática de identificação, classificação e nomenclatura. Eventualmente alguns pesquisadores consideram que o termo Sistemática tem uma abrangência maior do que Taxonomia. Definições para cada termo serão dadas na aula de Classificação Zoológica.



CHARLES ROBERT DARWIN (1809-1892)

Naturalista britânico. Aristocrata, estudou medicina em Edinburg, tornando-se clérigo em Cambridge. Embarcou, em 1831, no navio HMS *Beagle* como acompanhante de refeições do comandante do navio em uma viagem de 5 anos ao redor do mundo. Suas observações sobre a fauna, flora e geologia, juntamente com experimentos de cruzamentos em laboratório, o levaram a estabelecer a Teoria da Evolução por Seleção Natural, e foram publicadas no livro *Origem das espécies pela seleção natural*, em 1859.

SISTEMÁTICA E TAXONOMIA

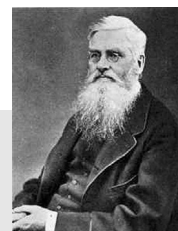
Até um passado recente, a descrição de organismos e de semelhanças e diferenças nas suas características era efetuada por naturalistas num ramo da Zoologia denominado **SISTEMÁTICA** ou **TAXONOMIA**. A Sistemática ou Taxonomia tinha ainda a função de classificar os organismos de uma forma ordenada, baseando-se apenas nas semelhanças entre os organismos.

A partir do século XIX, começam a surgir as primeiras idéias de que as espécies de organismos não eram fixas. Até então, acreditava-se que os organismos, frutos de uma criação divina, não se modificavam ao longo do tempo, ou seja, toda a diversidade atual teria sido criada por Deus, mantendo-se inalterada por toda a história geológica da Terra.

A idéia de que os organismos mudavam ao longo do tempo e de que tais mudanças poderiam ser transmitidas de uma geração para outra foi bem estabelecida com o surgimento da teoria da evolução biológica. Esta idéia foi desenvolvida, simultaneamente, por **CHARLES DARWIN** e **ALFRED WALLACE** em 1858 e ganhou repercussão com a publicação, em 1859, do livro de Darwin *A origem das espécies pela seleção natural*.

Os conceitos de parentesco (ou de **RELACIONAMENTO FILOGENÉTICO**) e ancestralidade comum, bases da teoria evolutiva, foram aceitos pela comunidade científica, mas demoraram a ser incorporados na prática de catalogação e **CLASSIFICAÇÃO** das espécies.

Durante muito tempo, a classificação das espécies ainda era baseada em critérios simples de graus de semelhança e de diferença entre elas.



ALFRED RUSSEL WALLACE (1823-1913)

Naturalista britânico, de poucas posses, que observou e colecionou a fauna e flora em expedições à Região Amazônica e à Oceania. A partir destas observações escreveu um trabalho acerca da origem das espécies, enviado a Darwin para uma apreciação. Este trabalho foi apresentado, com modificações, por Darwin como uma colaboração na Linnean Society de Londres em 1858, precedendo, portanto, a publicação do livro clássico de Darwin sobre a seleção natural. Devido a este fato, existem polêmicas quanto à autoria da Teoria da Evolução das espécies atribuída a Charles Darwin. Recentemente, esta teoria tem sido denominada, por diversos autores, de Teoria da Evolução de Darwin-Wallace.

RELACIONAMENTO FILOGENÉTICO

História das relações de parentesco entre grupos de organismos.

CLASSIFICAÇÃO

Ato de agrupar os organismos em categorias ou classes, propondo uma ordem hierárquica entre tais categorias.

ENTOMÓLOGO

Zoólogo especializado no estudo de insetos.


**WILLI HENNIG
(1913 -1976)**

Entomólogo alemão, publicou em 1950 o livro *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. Durante 16 anos, suas idéias ficaram praticamente desconhecidas para a comunidade científica. Somente em 1966, elas foram difundidas, com a publicação em inglês da síntese de seu método de reconstrução filogenética, inicialmente denominada Sistemática Filogenética. Atualmente, o termo mais utilizado para esta escola de pensamento é Cladismo.

Nas décadas de 1950/60, o **ENTOMÓLOGO** alemão **WILLI HENNIG**, ao lançar os fundamentos de sua teoria denominada Sistemática Filogenética, provocou uma revolução no conceito de sistemática, por incorporar a evolução biológica em seu método.

Conceitos já estabelecidos por Darwin, como os de organismos ancestrais e descendentes com modificações, foram incluídos nesta teoria. As contribuições mais importantes de Hennig foram as de fornecer uma definição precisa de relacionamento biológico e de desenvolver uma metodologia capaz de reconstruir as relações de parentesco entre as espécies.

De forma geral, no método proposto por Hennig, o conceito de relacionamento entre grupos animais é relativo e está ilustrado na figura abaixo.

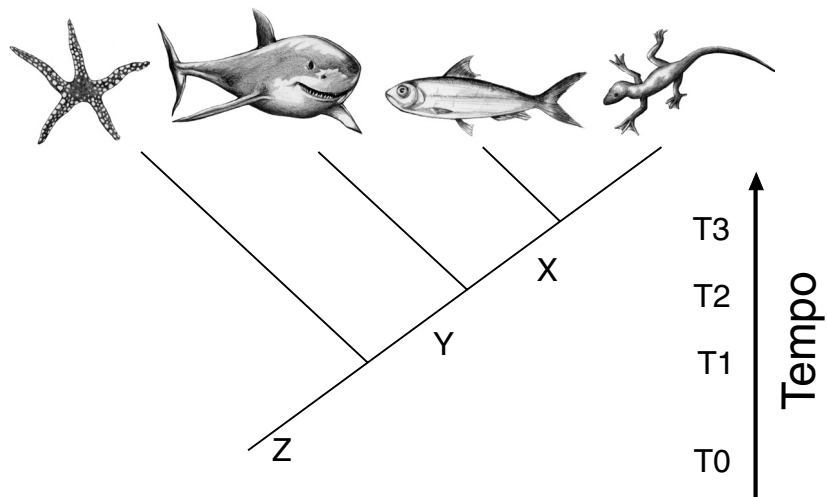


Figura 2.2: Hipótese de relacionamento filogenético entre uma estrela-do-mar, um tubarão, uma sardinha e uma lagartixa.

Considerando este método, acompanhe com atenção o seguinte desenvolvimento.

A sardinha e a lagartixa são mais relacionadas entre si do que o são com o tubarão ou com a estrela-do-mar. Isto acontece porque a sardinha e a lagartixa se originaram do ancestral comum denominado X. Neste caso, X é um ancestral exclusivo da sardinha e da lagartixa e somente deles, não sendo ancestral do tubarão e de nenhum outro grupo animal conhecido.

Por sua vez, o tubarão tem em comum com a sardinha e a lagartixa o ancestral Y, o qual não é o mesmo ancestral da estrela-do-mar.

Levando-se em conta a história evolutiva, pode-se considerar que um animal ancestral Z, que viveu no tempo 0 (T0), originou, no tempo 1 (T1), dois animais diferentes: a estrela-do-mar e o animal ancestral Y.

Em T2, o ancestral Y originou o tubarão e o animal ancestral X que, por sua vez, em T3, originou a sardinha e a lagartixa.

Apesar das semelhanças de forma entre o tubarão e a sardinha, ambos denominados peixes, a afinidade maior da sardinha é com a lagartixa, devido ao fato de ambas compartilharem um ancestral comum X. Portanto, considera-se a sardinha como pertencente ao grupo-irmão do grupo da lagartixa e, por sua vez, o tubarão como pertencente ao grupo-irmão do grupo que inclui a sardinha e a lagartixa.

Hennig mostrou, com o seu método, como a Sistemática deve refletir a história evolutiva dos grupos em uma relação de descendência com ancestralidade comum.

O conceito de Sistemática foi então ampliado, tendo por principais objetivos:

- descrever a diversidade biológica;
- estudar e ordenar as relações filogenéticas entre grupos;
- compreender como se originou a diversidade;
- criar um sistema de classificação para ordenar a diversidade biológica.

Atualmente, a Sistemática é uma ciência complexa, interpretativa e experimental e inclui uma gama enorme de diferentes áreas da investigação biológica, como a Ecologia de Populações, a **BIOGEOGRAFIA** e a Genética.

A Sistemática é a ciência da diversidade, sendo a área da Biologia que agrupa todo o conhecimento sobre os organismos vivos, sua diversidade e as relações entre eles. Ela é importante não apenas para conhecer a diversidade de formas, mas também para que se possa avaliar a história da vida no planeta, como surgiram estas formas e quais as condições ambientais que permitiram o seu aparecimento.

É essencial que o estudante de Biologia tenha uma noção básica acerca das principais escolas sistemáticas, ou taxonômicas, e as teorias atuais de classificação e reconstrução filogenética.

Vamos, então, tratar delas agora.



Biogeografia

A ser apresentada na Aula 13.

ESCOLAS SISTEMÁTICAS

Na Sistemática, as linhas ou escolas de pensamento têm por objetivo principal explicar e ordenar a natureza da diversidade dos organismos.

Os animais são reunidos em função de critérios de semelhanças, formando grupos e subgrupos, conforme a maior ou menor afinidade. Normalmente, os resultados dessa ordenação são apresentados na forma de classificações, árvores genealógicas ou sob a forma de um texto, narrando, discutindo e estabelecendo a história evolutiva dos grupos, também denominada Cenário Evolutivo. As diferenças quanto aos critérios utilizados para reunir os grupos de organismos, a utilização ou não do conceito de evolução e as teorias nas quais se baseiam para classificar os animais fizeram com que os próprios pesquisadores fossem agrupados em diferentes escolas sistemáticas.

A seguir, iremos apresentar uma síntese sobre cada uma destas escolas, que foram, em sua maioria, nomeadas pelo zoólogo e evolucionista **ERNST MAYR**.

Escola Tradicional

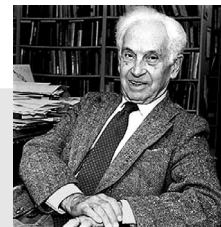
Esta escola sistemática entende que as atividades de classificação não necessitam de um embasamento filosófico, ou seja, ela não apresenta nem teoria nem método para ordenar o conhecimento. As classificações são baseadas no conhecimento de taxonomistas profissionais e se realizam como uma atividade catalogatória semelhante à de um colecionador de selos ou de moedas, que separa ou agrupa coisas considerando suas semelhanças ou diferenças.

Os animais como a minhoca, a aranha, a estrela-do-mar e a lombriga, ao contrário do cachorro, do jacaré e do peixe, não apresentam uma coluna vertebral. Desta forma, um pesquisador poderá classificá-los em dois grupos:

Grupo I: cachorro, jacaré e peixe;

Grupo II: minhoca, aranha, estrela-do-mar e lombriga.

Assim, o pesquisador definiria o Grupo I de Vertebrados, por apresentarem como característica Coluna Vertebral; e o Grupo II de Invertebrados, por não apresentarem tal característica. Os grupos estudados foram reunidos considerando as maiores ou menores semelhanças observadas pelo pesquisador, a fim de organizar, em categorias, a diversidade biológica.



ERNEST MAYR

Zoólogo e evolucionista americano, um dos principais nomes do denominado Neodarwinismo. Elucidou a natureza da variação geográfica e da especiação, incorporando princípios genéticos estabelecidos apenas no século XX. Como sistemata, foi um dos maiores expoentes da Escola Evolutiva ou Gradista.

Nessa escola, o pesquisador, mais do que qualquer um, seria o responsável por propor a classificação, através de sua sensibilidade e por conhecer as semelhanças e diferenças dos grupos.

Embora a idéia de evolução seja amplamente difundida, e provavelmente aceita pelo pesquisador, não existe o compromisso de que tal conceito esteja presente no seu critério de classificação.

Escola Fenética

Na Escola **FENÉTICA**, também denominada Taxonomia Numérica, a organização do conhecimento sobre a diversidade dos organismos se baseia em um conjunto de métodos matemáticos bem claros, porém não está fundamentada em uma teoria biológica.

Este conjunto visa a reunir grupos animais com o maior número possível de semelhanças observáveis. As características de cada organismo são quantificadas através de critérios matemáticos, e a similaridade entre eles é expressa por porcentagens de semelhanças e distâncias geométricas entre os organismos. Em função das distâncias calculadas, os organismos são reunidos em grupos e subgrupos.



Os **critérios matemáticos** utilizados pelos feneticistas serão apresentados nas Aulas 6 e 7.

FENÉTICA

Termo criado por Mayr para designar a Taxonomia Numérica. A palavra tem origem grega: *phaínein* = mostrar, expressar + *ethos* = comum a um grupo de indivíduos, significando semelhança aparente comum a um grupo.

A Escola Fenética surgiu na década de 1950, nos Estados Unidos, coincidindo com o aparecimento dos primeiros computadores de grande capacidade e das primeiras calculadoras científicas. Os feneticistas, ao trabalharem com o maior número possível de semelhanças, desvincularam-se de um enfoque evolutivo e das relações filogenéticas dos grupos estudados.

Como observou o zoólogo e evolucionista George Gaylord Simpson, o grande problema da escola fenética é o seguinte: “os membros de um grupo são similares porque eles têm um mesmo ancestral comum. Não é porque eles são similares que pertencem ao mesmo grupo”, assim como “dois irmãos não são gêmeos idênticos porque se parecem, mas porque são derivados do mesmo zigoto”.

Os zoólogos Gary Brusca e Richard Brusca também usam uma analogia para explicar o problema de se considerar apenas a maior similaridade entre grupos: “dois primos podem se parecer mais um com o outro do que com os seus respectivos irmãos, mas conhecendo a genealogia da família sabemos que os irmãos são mais relacionados uns aos outros do que cada um com seu primo”.

A Escola Fenética apresenta alguns pontos em comum com a escola tradicional, como a utilização de critérios de similaridade e, principalmente, a não fundamentação na teoria evolutiva. Essencialmente, a Escola Fenética se diferencia da taxonomia tradicional pelo emprego de métodos quantitativos e pela utilização de um número maior de características semelhantes entre os organismos.

Escola Evolutiva

A Escola Evolutiva, também denominada Escola Gradista, ao contrário da tradicional e da fenética, está embasada na teoria sintética da evolução, ou **NEODARWINISMO**. Contudo, os gradistas ou taxonomistas evolutivos não desenvolveram nenhum método para organizar o conhecimento sobre a diversidade biológica. Os critérios para reunir grupos de organismos têm como suporte o conceito de **GRADOS**. Os grados são definidos como a expressão dos graus da história evolutiva dos grupos. Conforme este conceito, um determinado grupo, que tenha atingido a habilidade de explorar um ambiente muito diferente, receberia um *status* separado do que têm seus ancestrais, ou seja, passaria de um grau para outro que lhe é superior.

Um bom exemplo é encontrado entre os vertebrados. Os peixes, habitantes de ambientes aquáticos, representariam a forma mais parecida com o ancestral dos demais vertebrados. A invasão do ambiente terrestre seria um grau na história evolutiva dos vertebrados. Desta forma, os demais vertebrados que se adaptaram às novas condições do ambiente seriam reunidos em um novo grupo ou grau, o dos Tetrapoda que, como os peixes, apresentam **SANGUE FRIO**. Por sua vez, entre os Tetrapoda surgiram formas capazes de controlar a temperatura corpórea, denominadas animais de sangue quente ou homeotérmicos. Tais formas teriam surgido como dois grados independentes: as aves com capacidade de vôo e com penas, e os mamíferos com pêlos e glândulas mamárias.

NEODARWINISMO

Ver na disciplina
Diversidade dos Seres
Vivos.

GRADOS

Do latim *gradus* =
passo, evolução,
degrau, ordem.

Os animais de
SANGUE FRIO
são denominados
pecilotérmicos.

Tanto a taxonomia tradicional como a evolutiva utilizam-se da intuição como ferramenta para estabelecer o relacionamento entre grupos de organismos, ou seja, não demonstram claramente como e o que fazem, estabelecendo grupos com base em critérios muito subjetivos.

Escola Cladista

Esta escola sistemática trabalha com o método originalmente proposto por Willi Hennig. O Cladismo, algumas vezes chamado de **SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA**, é fundamentado na teoria da evolução orgânica e apresenta uma metodologia compatível com ela. Isto significa que os grupos são formados por relações de parentesco estabelecidas através de um ancestral comum.

A meta principal dessa escola é propor hipóteses testáveis de relacionamento genealógico entre grupos naturais. Estes são definidos como grupos formados por organismos que possuem um mesmo ancestral comum.

Como uma metodologia sistemática, o Cladismo tem por base a passagem, do ancestral para seu descendente, das características que se modificam ao longo da genealogia do grupo. O estabelecimento de agrupamentos naturais é determinado a partir de características modificadas que são novidades evolutivas, herdadas de um ancestral comum que já as possuía.

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA

Embora para alguns pesquisadores existam diferenças entre Sistemática Filogenética e Cladismo, a abordagem adotada nesta disciplina considerará os dois termos como sinônimos.

RESUMO

Você viu que, atualmente, a Zoologia tem objetivos bem mais amplos do que a descrição de animais. Isto é feito através de estudos de Biologia Comparada, onde características de diferentes animais são comparadas a fim de se reconstruir a história evolutiva dos grupos. A Sistemática, como ramo da Zoologia, procura ordenar o conhecimento biológico estabelecendo classificações. Você aprendeu que existem diversas escolas de pensamento na Sistemática, entre elas se destacam: Escola Evolutiva, Escola Tradicional, Escola Cladista e Escola Fenética. As principais diferenças entre elas são a utilização ou não do conceito de evolução nos seus critérios de classificação e a subjetividade dos métodos que utilizam.

EXERCÍCIOS AVALIATIVOS

Procure construir um quadro comparativo distribuindo as escolas evolutivas, tendo em vista os critérios de classificação e a utilização do conceito de evolução em suas metodologias.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, serão apresentados alguns conceitos básicos, utilizados na Escola Cladista, para reconstruir a história evolutiva dos grupos animais através de estudos comparativos. Para isso serão introduzidos os conceitos de Homologia e Série de Transformação.

Homologia e série de transformação de caracteres

AULA 3

objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer os conceitos de Homologia e de Analogia.
- Definir os conceitos de Estrutura e de Caráter.
- Definir o conceito de Série de Transformação de Caracteres.

Pré-requisitos

Aula 2:
Biologia Comparada
e Escolas Sistemáticas.



INTRODUÇÃO

Como você já deve ter percebido, pelas aulas anteriores, os estudos comparativos com grupos de animais são fundamentais para a Zoologia. As características não devem ser consideradas como entidades isoladas, independentes do animal. Muitas são compartilhadas por indivíduos de uma mesma espécie ou, também, por indivíduos de espécies diferentes. Esse compartilhamento deve-se, por vezes, ao fato de as espécies terem herdado tais características de um ancestral comum. Por exemplo, tanto você quanto uma barata apresentam um tubo digestivo com duas aberturas: boca e ânus. É provável que você e ela tenham herdado esse tipo de tubo digestivo de um mesmo ancestral. Por outro lado, diferentes animais podem apresentar estruturas similares devido ao surgimento independente delas. Para se compreender melhor como determinadas estruturas são utilizadas na reconstrução da história evolutiva dos grupos de organismos, é necessário compreender os conceitos de Homologia e de Série de Transformação de Caracteres.

HOMOLOGIA

HOMOLOGIA

Do grego homos = igualmente, da mesma maneira + logos = ciência, explicação.

HOMOLOGIA é, provavelmente, um dos conceitos mais fundamentais não só para a Biologia Comparada como também para a maioria das generalizações sobre os fenômenos biológicos.

A compreensão adequada desse conceito é um passo importante em nossa área, uma vez que através dele é possível comparar partes distintas de organismos diferentes. Portanto, homologia é um conceito essencialmente comparativo.

O estabelecimento de homologia é apenas uma suposição baseada na similaridade entre estruturas, e se refere à existência de uma relação entre características observadas em indivíduos diferentes.



Ao afirmarmos que determinadas estruturas encontradas em diferentes espécies são homólogas, queremos dizer que essas espécies são descendentes de um ancestral comum, o qual também apresentava essa estrutura.

Uma vez que o acesso direto à história evolutiva dos organismos é limitado ao registro fóssil, que é incompleto, a Biologia Comparada utiliza algumas evidências indiretas para que se possa reconhecer estruturas homólogas em organismos diferentes. O estabelecimento de homologia entre estruturas pode ser proposto com base em três critérios distintos:

- estruturas que apresentam formas parecidas, como as asas de um pombo e as asas de um gavião;

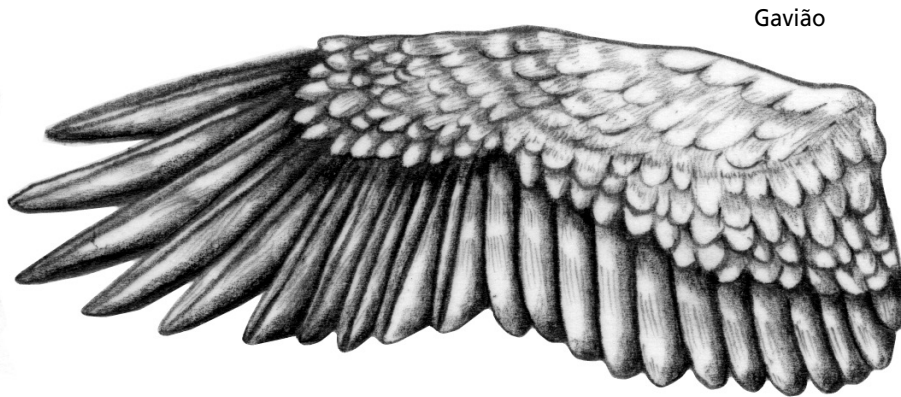


Figura 3.1: Asa direita de gavião e de pombo.



- estruturas que apresentam aproximadamente a mesma posição anatômica relativa, como a nadadeira da cauda de um tubarão e de uma sardinha.

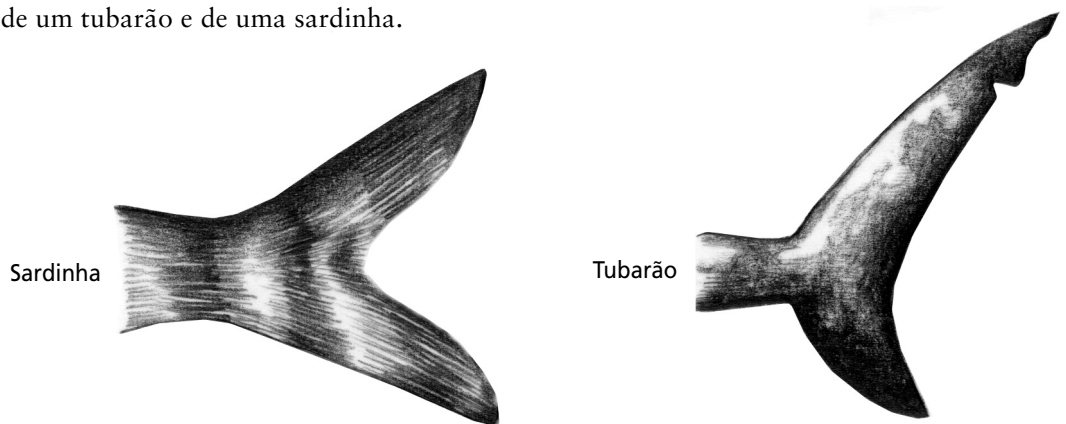


Figura 3.2: Nadadeira caudal de sardinha e de tubarão.

- estruturas que têm a mesma origem embrionária, ou seja, aquelas originadas de células ou de um conjunto de células que ocupam a mesma posição no embrião, como por exemplo: o cérebro de um gato e o de um macaco.

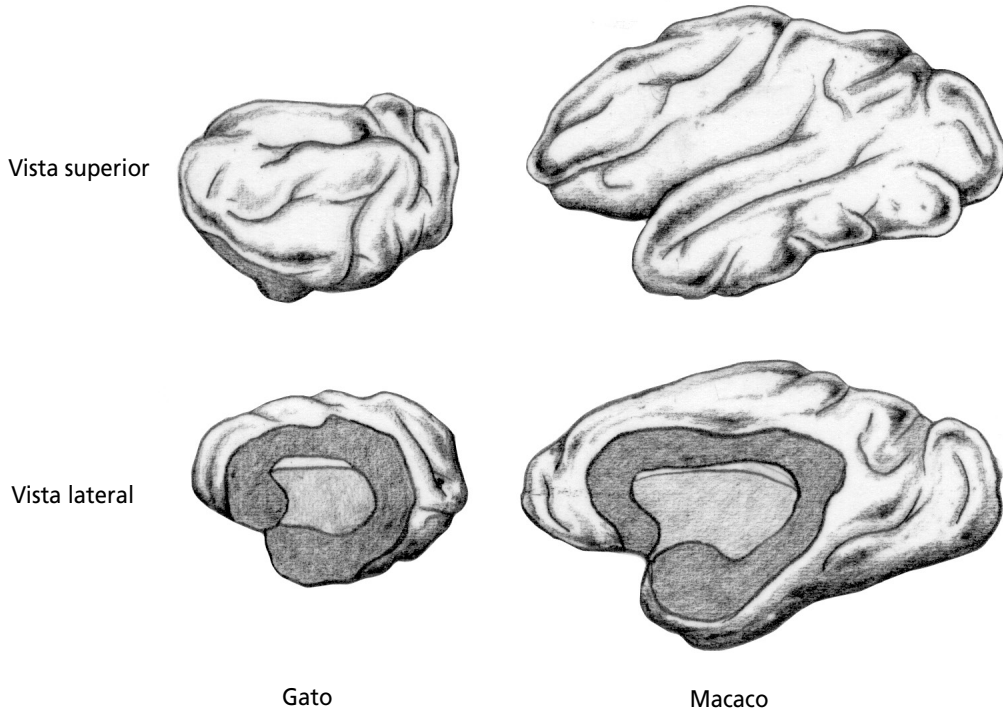


Figura 3.3: Cérebro de gato e de um macaco.

O fato de duas estruturas serem homólogas não significa que elas tenham que ser idênticas ou parecidas. Isso porque estruturas homólogas podem ser iguais ou diferentes entre si.

Por exemplo, postula-se que a perna direita de um filho é homóloga à perna direita do pai. Por outro lado, postula-se também que a perna direita humana é homóloga à perna traseira direita de um cavalo. Este exemplo mostra que existem estruturas homólogas idênticas entre si, como no primeiro caso, e estruturas homólogas diferentes entre si, como no segundo caso.

Da mesma forma, a minhoca apresenta o corpo dividido em anéis ou segmentos que são homólogos aos segmentos do corpo de uma lacraia. O corpo da aranha e do caranguejo também são segmentados, embora a segmentação não seja visível.

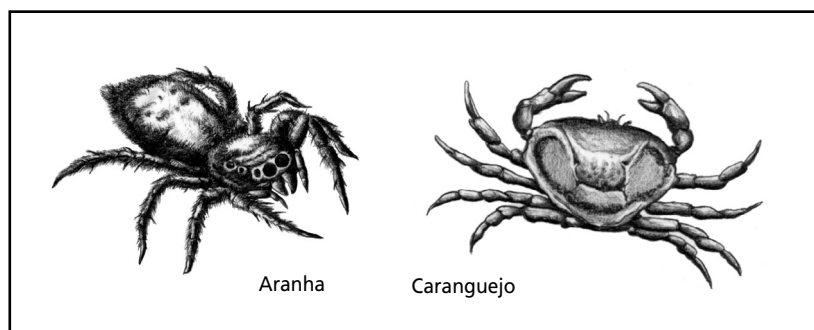


Figura 3.4: Minhoca, lacraia, aranha e caranguejo.

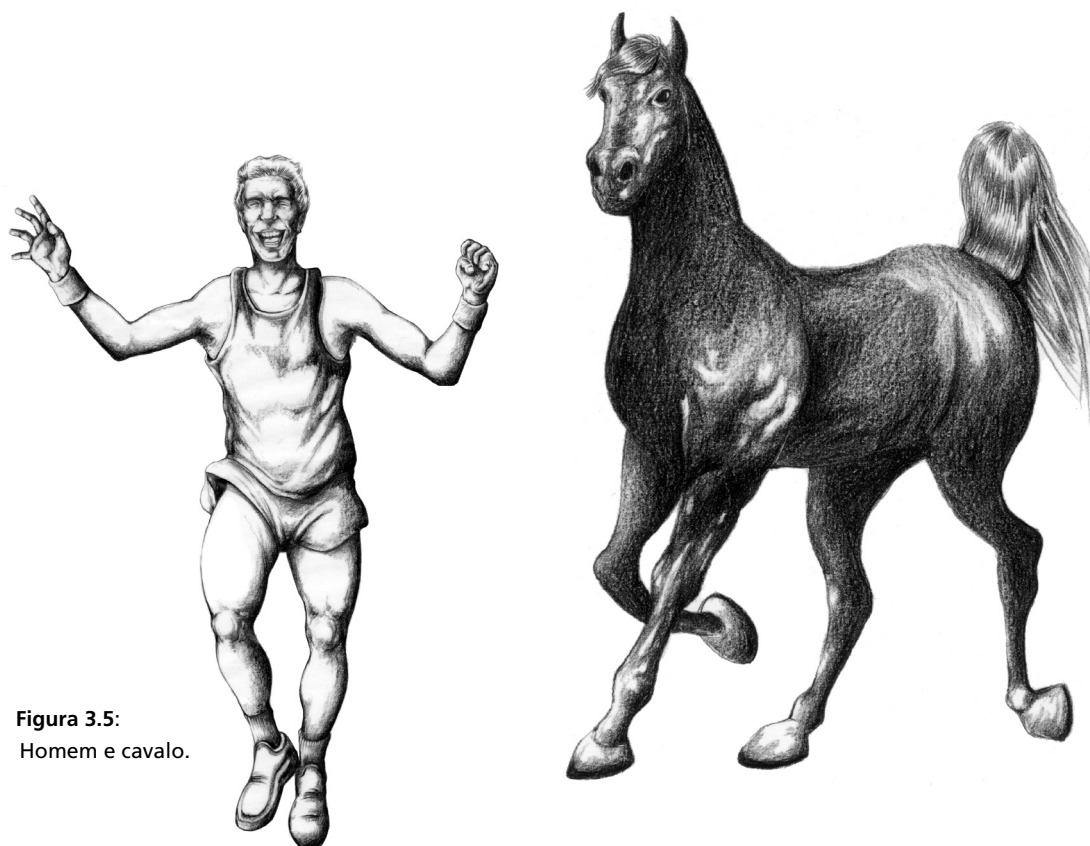
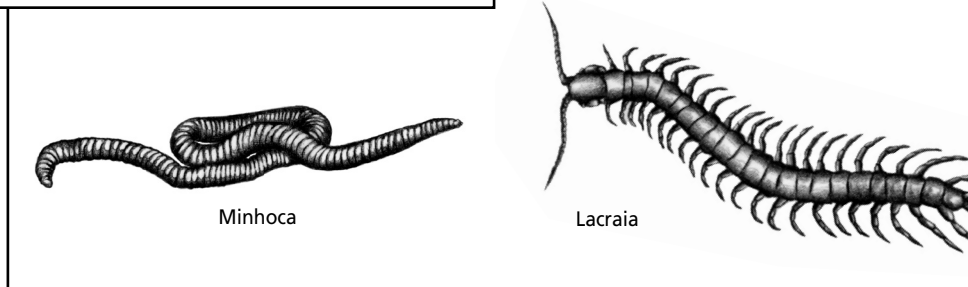
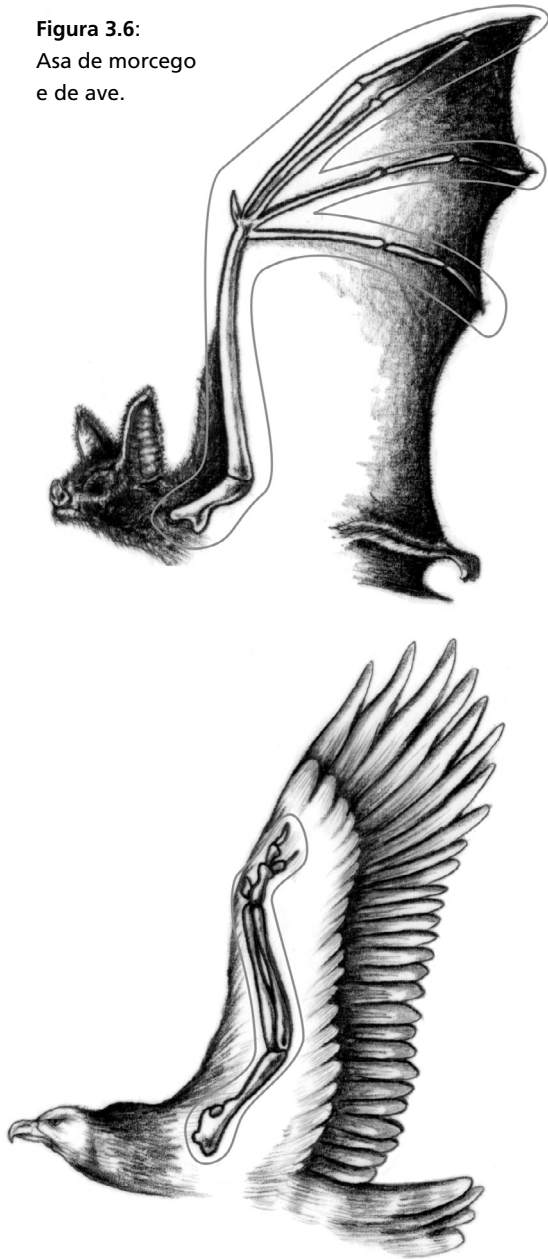


Figura 3.5:
Homem e cavalo.

Figura 3.6:
Asa de morcego
e de ave.



O conceito de homologia foi estabelecido no século XIX, antes do surgimento da teoria da evolução. Naquela época, as estruturas de indivíduos diferentes que se assemelhavam em relação à forma e à posição anatômica, desempenhando ou não a mesma função, eram consideradas estruturas homólogas. Em indivíduos diferentes, as estruturas que desempenhavam a mesma função, assemelhando-se ou não em forma, mas que ocupavam posição anatômica diferente, eram denominadas de estruturas **análogas**.

As asas de um inseto, de um morcego e de uma ave podem ser consideradas estruturas análogas, pois todas elas apresentam a mesma função.

No entanto, as asas do morcego e da ave representam os membros anteriores, o mesmo não acontecendo com as dos insetos. Neste caso, os membros anteriores do morcego e da ave são homólogos; contudo, quando examinamos mais detalhadamente as asas de ambos os animais, verificamos que elas são de estruturas diferentes. A modificação dos membros anteriores em asas surgiu independentemente em ambos os animais, pois estes não as herdaram de um ancestral comum. Portanto, as asas do morcego e da ave são estruturas análogas.

Inicialmente, torna-se necessária a definição e a distinção dos conceitos de **estrutura** e de **caráter** (no plural, caracteres). Estrutura se refere a qualquer parte do corpo, podendo ser: morfológica, molecular ou comportamental, desde que tenha base genética. Caráter é a modificação ocorrida em uma estrutura homóloga em diferentes organismos, ou seja, é uma novidade evolutiva ocasionada por uma mutação. Por exemplo, a antena de um crustáceo pode ou não apresentar cerdas. Neste caso, a modificação na antena seria o surgimento de cerdas em uma ou em várias espécies. Veja então que, desta forma, a estrutura antena apresenta o caráter cerdas.

O que é considerado caráter, em um nível mais abrangente, pode ser considerado estrutura, em níveis mais restritos. Por exemplo, as cerdas da antena do crustáceo podem apresentar formatos diferentes. Neste caso, as cerdas passam a ser consideradas estruturas e o caráter passa a ser forma das cerdas.

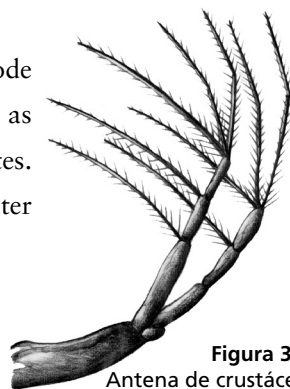


Figura 3.7:
Antena de crustáceo.

Homologia primária e homologia secundária

O estabelecimento de homologias entre estruturas baseia-se inicialmente em uma suposição, portanto a existência de homologia é apenas uma hipótese. Devido a isto, a **ESCOLA CLADISTA** definiu dois conceitos:

- **Homologia primária** – suposição inicial baseada na forma e na posição da estrutura em diferentes organismos. Para comprovar esta hipótese de homologia, é necessário testá-la através de uma **ANÁLISE CLADÍSTICA**, na qual os caracteres são utilizados para a obtenção de uma **FILOGENIA**. Por intermédio desta análise, é possível verificar que alguns caracteres são realmente homólogos, enquanto outros inicialmente sugeridos como homólogos são frutos de uma evolução independente.

- **Homologia secundária** – homologias que foram comprovadas pela análise.

Homologia serial

Para começarmos, saiba que da mesma forma que a perna direita de um filho é homóloga à do pai ou à de um cavalo, a mesma perna direita do filho também é homóloga à sua perna esquerda. Além disso, as quatro pernas de um cavalo são homólogas entre si. Este tipo de homologia, em que as estruturas semelhantes aparecem em um mesmo organismo como repetições de partes do corpo, é usualmente denominada de **homologia serial**. Uma centopéia e um piolho-de-cobra ou gongolo apresentam dezenas de pernas e anéis no corpo. Tais pernas e anéis são produzidos como uma repetição de partes, apresentando a mesma forma, função e origem embrionária.

ESCOLA CLADISTA

Já foi apresentada na Aula 2. Recorde qual é a sua meta principal.

ANÁLISE CLADÍSTICA

Análise que utiliza a metodologia cladística para o estabelecimento de hipóteses acerca do relacionamento filogenético entre determinados organismos.

FILOGENIA

Do grego *phylon* = tribo + *geneia* = evolução, origem. História das relações de parentesco de um grupo de organismos.

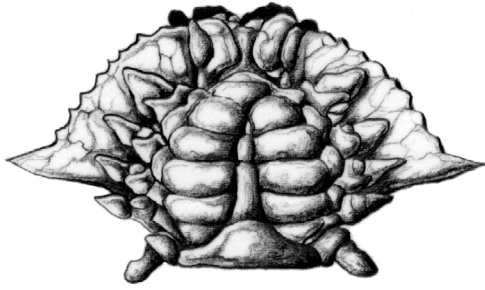
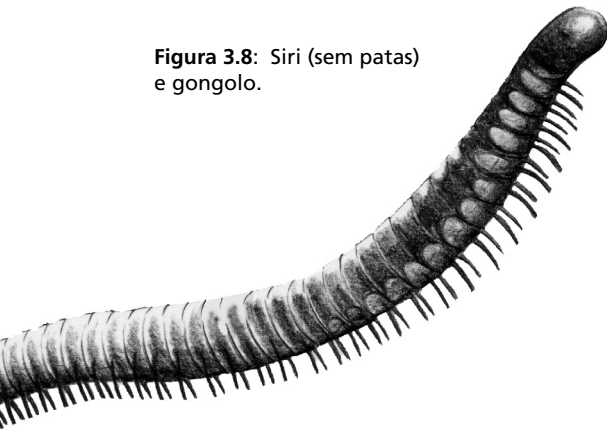


Figura 3.8: Siri (sem patas) e gongolo.



Em alguns casos, as estruturas homólogas de um mesmo animal podem se diferenciar quanto à função. O siri apresenta grupos de pernas diferenciadas; algumas servem para a locomoção, outras para a alimentação e outras para segurar ovos. As pernas de um mesmo grupo são semelhantes entre si, porém são diferentes das dos outros grupos. Entretanto, todas as suas pernas têm a mesma origem embrionária (homologia serial).



Como vimos, estruturas homólogas podem ou não ser semelhantes entre si e podem ou não desempenhar a mesma função.

A homologia serial, para evitar confusão, será a partir de agora denominada metameria ou segmentação, voltando a ser abordada quando discutirmos a arquitetura animal.

Os animais metaméricos são muito comuns, embora em diversos casos a metameria não seja aparente. Em um gongolo e em uma minhoca, a metameria é notada. Por outro lado, em um camarão-de-estalo, em um inseto, em uma aranha e em um cão ela não é tão aparente, embora exista e possa ser comprovada por uma análise mais detalhada da morfologia, externa ou interna, ou do seu desenvolvimento.

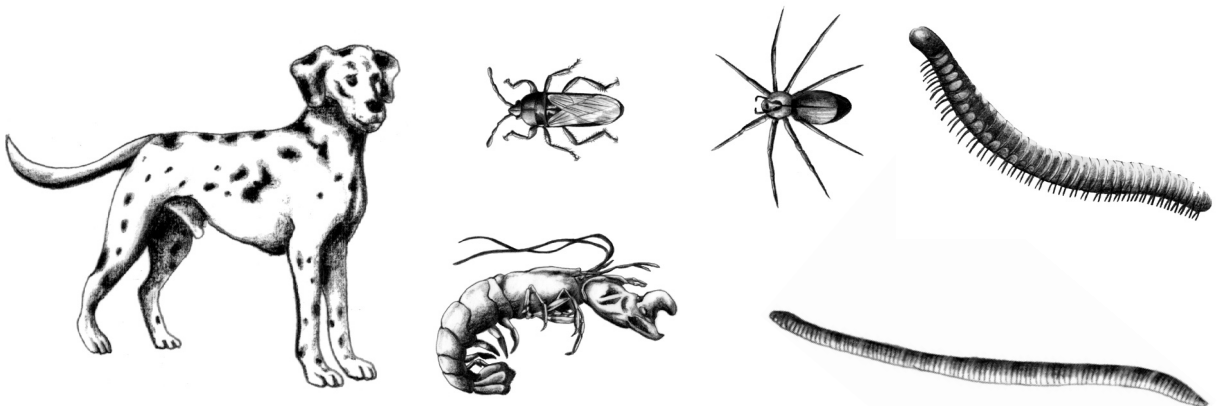


Figura 3.9: Cão, inseto, aranha, gongolo, camarão-fantasma e minhoca.



Você deve se lembrar, por exemplo, de como uma lagarta ou taturana, claramente metamérica, se transforma em uma borboleta, cuja metameria à primeira vista só é notável na semelhança entre as pernas.

Entretanto, na reconstrução filogenética dos animais, a metameria ou homologia serial não será utilizada, pois o método cladístico se baseia apenas nas homologias entre indivíduos diferentes.

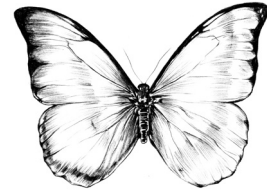


Figura 3.10: Taturana e borboleta.

SÉRIE DE TRANSFORMAÇÃO

Recordando, os caracteres são modificações nas estruturas que ocorrem quando um caráter passa de uma forma, normalmente denominada de **estado**, para um outro estado. Essas modificações são denominadas **Série de Transformação de Caracteres**. A evolução dos caracteres, no sentido de mudança e não no de melhoria, pode ocorrer ao longo do tempo em toda uma população. Assim, gerações diferentes de uma mesma população apresentariam estados diferentes em alguns caracteres. Esta evolução, que é linear, denomina-se **ANAGÊNESE**.

A evolução pode ocorrer também pela divisão de um grupo em dois ou mais grupos descendentes através de **ESPECIAÇÃO**. Este processo evolutivo é denominado **CLADOGÊNESE**. Os novos grupos formados podem, por sua vez, sofrer o processo de anagênese, tornando-se diferentes ao longo do tempo.

Com as mudanças de estado dos caracteres torna-se importante diferenciar o estado original ou primitivo do estado modificado ou derivado. O estado primitivo, preexistente no ancestral, é denominado **plesiomorfia** ou **estado plesiomórfico**; o estado derivado, **apomorfia** ou **estado apomórfico**. Por exemplo, a multicelularidade dos animais representa o estado apomórfico em relação à unicelularidade de seus ancestrais.

A vida de animais que se fixam em algum substrato como, por exemplo, a ostra, é uma condição apomórfica em relação à condição plesiomórfica de vida livre. A coluna vertebral nos vertebrados é uma apomorfia em relação à sua ausência nos demais animais. A ausência de pernas nas cobras é uma condição apomórfica em relação à presença de patas nos tetrápodes. Em relação às asas das aves, os membros anteriores em forma de pernas são uma plesiomorfia nos demais tetrápodes.

ANAGÊNESE

Processos pelos quais os caracteres mudam de forma dentro de uma mesma espécie, durante o curso da evolução.

ESPECIAÇÃO

Processos pelos quais são formadas novas espécies.

CLADOGÊNESE

Conjunto de processos de especiação por ramificação em que um ancestral origina duas ou mais espécies descendentes.

A ocupação do ambiente terrestre por alguns grupos animais é uma apomorfia em relação à vida em ambientes aquáticos. A reocupação do ambiente aquático, como no caso das baleias e golfinhos, é uma apomorfia em relação ao hábito terrestre dos mamíferos.

Tomando-se o exemplo anterior, uma apomorfia, em um determinado nível, pode ser considerada uma plesiomorfia em outro nível. Assim, o hábito marinho pode ser uma plesiomorfia no caso da invasão do ambiente continental pelos ancestrais dos tetrápodes ou uma apomorfia no caso da baleia, que tem como ancestral um animal terrestre.

RESUMO

Nesta aula, você viu que os estudos sobre como se originam os diferentes grupos animais são baseados na observação de homologia entre estruturas. A homologia é um conceito fundamental para que se inicie uma análise filogenética. A homologia primária é a suposição inicial de que estruturas em organismos diferentes têm a mesma origem, enquanto a homologia secundária é a comprovação desta suposição após a análise filogenética.

As modificações que ocorrem nas estruturas são denominadas de caracteres. Eles mudam ao longo do tempo através de uma série de transformações na qual o estado primitivo original é denominado plesiomórfico e o estado novo derivado, apomórfico.

EXERCÍCIOS AVALIATIVOS

Procure alguns exemplos de estruturas possivelmente homólogas, fundamentando-se nas suas formas ou posições, mesmo que sejam diferentes entre si.

Descreva pelo menos dois exemplos não citados na aula de condições plesiomórfica e apomórfica de um mesmo caráter.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, serão apresentadas as principais formas de polarizar caracteres, ou seja, como, no método filogenético, são estabelecidas e quais são as condições plesiomórficas e apomórficas de um mesmo caráter.

Caracteres compartilhados e homoplasias

AULA 4

objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Definir caracteres iguais ou diferentes que se originam a partir de um ancestral comum.
- Definir caracteres semelhantes que se originam a partir de ancestrais diferentes.

Pré-requisitos

Aula 2:
Biologia comparada e
escolas sistemáticas.

Aula 3:
Homologia e série
de transformação de
caracteres.



INTRODUÇÃO

Na aula anterior, você compreendeu a importância do conceito de homologia para a biologia comparada e como o surgimento de novidades evolutivas deve ser utilizado na determinação do parentesco entre grupos em uma série de transformação. Você viu, também, que os estados preexistentes (primitivos) de caracteres, que apenas foram herdados de um ancestral comum, as plesiomorfias, não apresentam informação filogenética, ao contrário das apomorfias, que são os estados que representam as novidades evolutivas fundamentais para a reconstrução filogenética.

Nas próximas aulas, você verá as relações entre os caracteres que são compartilhados por diferentes organismos; como se realiza uma análise cladística, seus princípios básicos e as consequências advindas do fato de uma hipótese inicial de homologia não ser comprovada em uma análise cladística.

CARACTERES COMPARTILHADOS

Você já deve ter observado que cada organismo é um conjunto de características biológicas. Ainda hoje, é possível encontrar uma abordagem não evolutiva, isto é, **criacionista**, acerca da diversidade biológica, em alguns livros de zoologia e, principalmente, em livros do ensino fundamental e médio. Nessa abordagem é mostrado apenas como esses organismos são.

Os estados apomórficos e plesiomórficos dos caracteres não devem ser considerados entidades isoladas, independentes dos organismos. Tais estados são compartilhados por indivíduos de uma mesma espécie ou, também, por indivíduos de espécies diferentes. Quando os estados apomórficos ou plesiomórficos são compartilhados por grupos de organismos, passam a ser denominados **simplesiomorfias** e **sinapomorfias** (com o prefixo “sin”, ação conjunta, juntamente). Esses conceitos são relativos e dependentes do nível de universalidade a que se referem.

Se consideramos a população de uma determinada espécie de organismo que, ao longo do tempo, irá sofrer **VICARIÂNCIA** (processo de especiação), teremos a seguinte situação.

Num determinado momento t_0 , os indivíduos da espécie alfa (α) apresentam a forma do corpo quadrada, diferente de todos os outros organismos conhecidos. Nesse momento (t_0), a forma “quadrada” do corpo é uma autapomorfia para a espécie α .



Para os evolucionistas, cada um dos caracteres de um determinado organismo tem sua própria origem e história de diferenciação. Desta forma, aceitar a teoria da evolução biológica é aceitar que tantos os organismos quanto os seus caracteres tiveram algum relacionamento no passado.

VICARIÂNCIA

Ver Aula 13
– Períodos
biogeográficos.

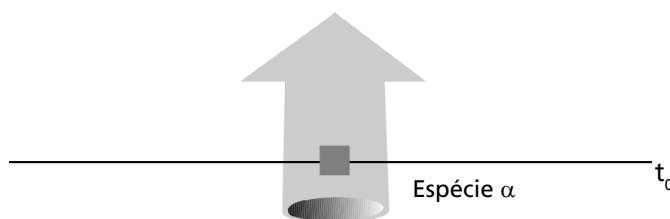


Figura 4.1: Evolução da espécie alfa (α) em t_0 .

Em um momento seguinte (t_1), a população da espécie α é dividida em duas pelo surgimento de uma barreira, formando as espécies beta (β) e gama (γ). Essa barreira mantém as duas populações isoladas, não permitindo o cruzamento entre elas. No momento da formação dessas duas novas espécies, elas ainda apresentam a forma quadrada da espécie ancestral (α). Nesse momento (t_1), a forma quadrada é uma **sinapomorfia** para as espécies β e γ .

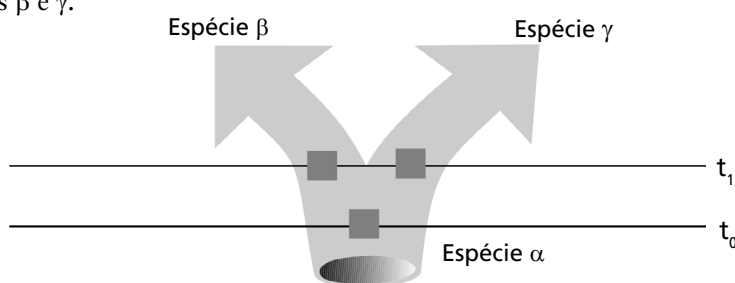


Figura 4.2: Evolução da espécie α a partir de t_0 . Em t_1 , a espécie α se divide nas espécies beta (β) e gama (γ), (cladogênese).

Com o passar do tempo, as espécies β e γ vão sofrendo diferentes pressões seletivas fazendo com que cada uma delas passe a apresentar modificações em relação à outra e ambas em relação à espécie ancestral α . Em t_2 , elas continuam apresentando o estado **sinapomórfico** “corpo quadrado”. Contudo, na espécie β , surgiu rabo e na espécie γ , surgiram pés. Nesse momento, os rabos e os pés são estados **autapomórficos** para as espécies β e γ , respectivamente.

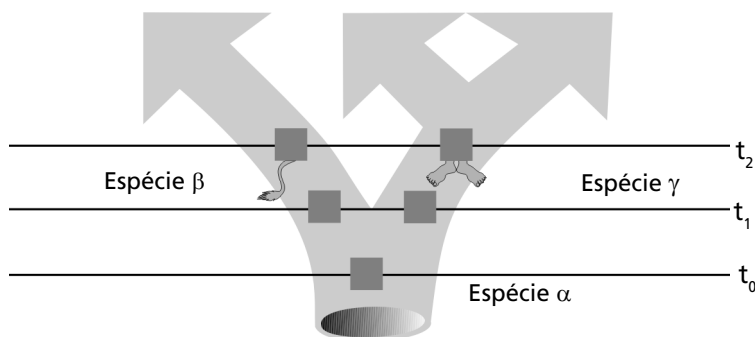


Figura 4.3: Evolução da espécie α a partir de t_0 . Em t_1 , a espécie α se divide nas espécies beta (β) e gama (γ). Em t_2 , as espécies β e γ se diferenciam uma da outra e as duas da espécie α .

Dando continuidade ao exemplo, você verá que a espécie β se mantém ao longo do tempo, desde o seu surgimento. O mesmo não acontece com a espécie γ .

Em t_3 , surge uma outra barreira que fragmenta a população da espécie γ em duas, formando as espécies delta (δ) e épsilon (ϵ). No momento em que surge essa barreira, as espécies δ e ϵ ainda apresentam a forma quadrada e pés, assim como a espécie ancestral (γ). Nesse momento (t_3), para as espécies δ e ϵ , a forma quadrada do corpo representa uma **simplesiomorfia** e a presença dos pés, uma **sinapomorfia**.

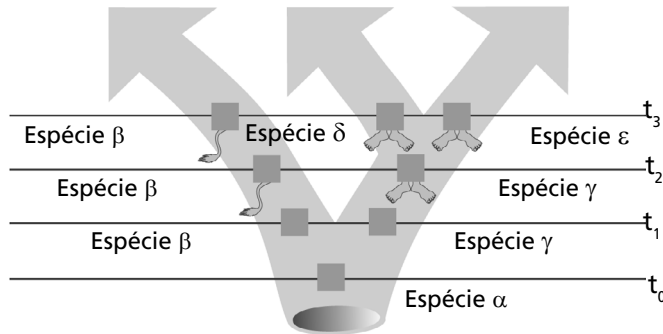


Figura. 4.4: Evolução da espécie α a partir de t_0 . Em t_1 , a espécie α se dividindo nas espécies beta (β) e gama (γ). Em t_2 , as espécies β e γ se diferenciam uma de outra e as duas da espécie α . Em t_3 , a espécie γ se divide nas espécie delta (δ) e épsilon (ϵ).

Agora, se você observar o exemplo no momento t_4 , é possível perceber que a espécie β vem se mantendo ao longo do tempo sem modificar-se. O mesmo não acontece com as espécies δ e ϵ que, com o passar do tempo, sofrem pressões seletivas diferentes. Assim, cada uma destas espécies apresenta modificações em relação à outra e ambas em relação à espécie ancestral γ . Em t_4 , para as espécies δ e ϵ , o corpo quadrado representa uma **simplesiomorfia** e os pés representam **sinapomorfias**. Nesse momento, surgiu bico na espécie δ e orelhas na espécie ϵ , representando os estados **autapomórficos** para elas.

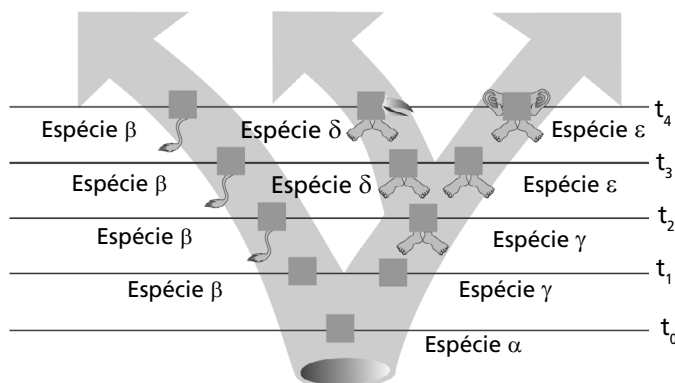


Figura. 4.5: Evolução da espécie α a partir de t_0 . Em t_1 , a espécie α se dividindo nas espécies beta (β) e gama (γ). Em t_2 , as espécies β e γ se diferenciam uma de outra e as duas da espécie α . Em t_3 , a espécie γ se divide nas espécie delta (δ) e épsilon (ϵ). Em t_4 , as espécies δ e ϵ se diferenciam uma da outra e as duas da espécie γ .

Em t_5 , você vai observar que tanto a espécie δ quanto a espécie ϵ não sofreram modificações em relação ao momento t_4 . Contudo, observando a espécie β , que do momento t_2 ao t_4 não havia sofrido qualquer modificação, você pode observar que nela surgiram asas. Agora, em t_5 , as asas representam mais uma **autapomorfia** para esta espécie.

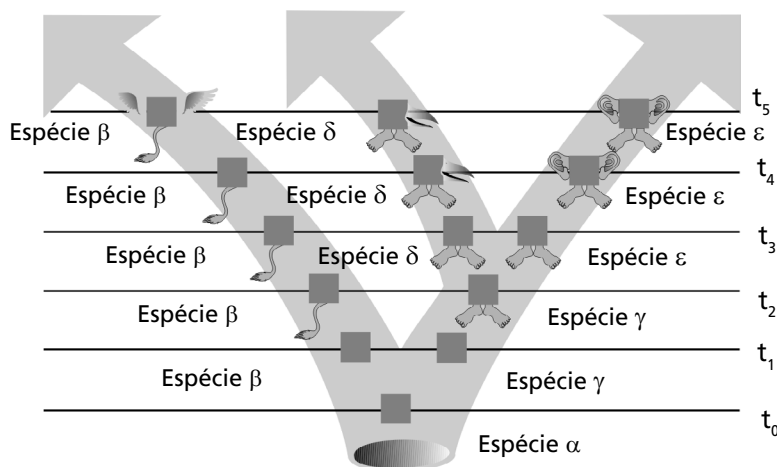


Figura. 4.6: Evolução da espécie α a partir de t_0 . Em t_1 , a espécie α se dividindo nas espécies beta (β) e gama (γ). Em t_2 , as espécies β e γ se diferenciam uma de outra e as duas da espécie α . Em t_3 , a espécie γ se divide nas espécie delta (δ) e épsilon (ϵ). Em t_4 , as espécies δ e ϵ se diferenciam uma da outra e as duas da espécie γ . Em t_5 , a espécie β , sofre modificação em sua forma (anagênese).

Como você pode perceber, a aplicação desses conceitos é direta. Vejamos, a seguir, alguns exemplos:

- O estado apomórfico “presença de coluna vertebral” é sinapomórfico para o conjunto de todas as espécies que o compartilham, isto é, os vertebrados. O estado plesiomórfico “ausência de coluna vertebral” é simplesiomórfico para o conjunto de todas as espécies de não-vertebrados.
- A ausência de pernas é uma sinapomorfia para as cobras e a presença de patas é uma simplesiomorfia para os demais répteis.
- Apresentar pêlos é uma sinapomorfia de mamíferos. Os membros anteriores em forma de pernas são uma plesiomorfia em relação às asas das aves.
- A ocupação do ambiente terrestre por alguns grupos animais é uma apomorfia em relação à vida em ambientes aquáticos. A reocupação do ambiente aquático, como no caso das baleias e golfinhos, é uma apomorfia em relação ao hábito terrestre dos mamíferos.

Agora, ficou mais fácil perceber que esses conceitos são relativos e dependentes do universo a que se referem, ou seja, uma apomorfia, em um determinado nível, pode ser considerada uma plesiomorfia em outro nível.

Tomemos como exemplo a ocupação do ambiente terrestre. Assim, considerando o tipo de ambiente em que os animais vivem, a vida marinha representa uma plesiomorfia quando comparada à invasão do ambiente continental pelo ancestral dos tetrápodes. Contudo, se considerarmos os mamíferos marinhos, a vida nesse ambiente é uma sinapomorfia, uma vez que seus ancestrais foram animais terrestres.

A fixação de uma dada modificação na população, a partir da condição preexistente, implica a sua transmissão a todos os indivíduos das gerações seguintes. No caso de a população de uma espécie se fragmentar, as subpopulações resultantes também herdarão tal modificação. Dessa forma, todos os descendentes dessa espécie portarão a condição apomórfica que nela se originou.

Retornando à seqüência das figuras anteriores, você perceberá que os processos evolutivos denominados **ANAGÊNESE** e **CLADOGÊNESE** estão ali representados. A compreensão desses conceitos é muito importante para evitar futuras confusões. Com o surgimento da barreira que dividiu a espécie α nas espécies β e γ , e da barreira que dividiu a espécie γ nas espécies δ e ϵ , ocorre o processo denominado cladogênese. No momento da divisão da espécie ancestral, as espécies filhas ainda não sofreram qualquer modificação, sendo idênticas uma à outra e, também, à espécie ancestral. Esse fato pode impedir a distinção entre elas, contudo, à luz da teoria, são espécies distintas.

Acompanhando a evolução da espécie β , percebe-se que a forma do seu corpo modificou-se, entre t_1 e t_3 . Embora a espécie β tenha sofrido modificações, ao longo do tempo, ela ainda continua a mesma, tanto em t_1 quanto em t_2 ou t_3 . Esse processo é denominado **anagênese**. Tal fato pode levar um pesquisador a deduzir que indivíduos pertencentes à mesma espécie, contudo originários de épocas distintas, pertençam a espécies diferentes.

Agora, imagine que a espécie β viva ainda hoje e que durante toda a sua história de vida alguns indivíduos foram fossilizados em t_1 e outros em t_2 .

O que você faria se descobrisse os fósseis de cada uma dessas épocas? Você os descreveria como espécies diferentes?



ANAGÊNESE E CLADOGÊNESE

Ver Aula 3, Homologia e série de transformação de caracteres.

Se esses fósseis fossem descobertos, possivelmente seriam descritos como espécies diferentes.

Como você pode perceber, esse é mais um caso que impõe dificuldades ao trabalho de um pesquisador. Mesmo com as modificações apresentadas pelos indivíduos em cada época, todos eles pertencem a uma única espécie.

HOMOPLASIAS

Não haveria qualquer dificuldade para a reconstrução das relações filogenéticas entre os organismos, se os estados apomórficos dos caracteres tivessem surgido uma única vez. Contudo, a evolução biológica não foi muito generosa com os sistematas (= pesquisadores que atuam na área da Sistemática), impondo-lhes algumas dificuldades. Você verá que apomorfias semelhantes podem surgir independentemente, mais de uma vez, causando interferência nas análises do relacionamento filogenético. De forma geral, o surgimento dessas apomorfias semelhantes é conhecida como **paralelismo** ou **convergência**.

Como você já deve ter percebido, a simples semelhança entre dois ou mais organismos não representa maior proximidade filogenética entre eles. Por exemplo, tanto a espécie δ quanto a ϵ apresentam corpo quadrado. No entanto, tal forma quadrada do corpo representa uma simplesiomorfia para ambas, não indicando ancestralidade comum exclusiva. O fato de as apomorfias surgirem independentemente faz com que o seu compartilhamento também não seja evidência definitiva de ancestralidade comum e exclusiva. Esse fato é mais uma das dificuldades impostas pela própria natureza da evolução.

As semelhanças adquiridas independentemente são, conjuntamente, denominadas **homoplasia** e podem surgir de três diferentes maneiras:

A partir de estados plesiomórficos distintos, surgem estados apomórficos semelhantes em organismos diferentes. Nesse caso, denominado convergência, raramente são produzidas características muito semelhantes. Por exemplo, as barbatanas dorsais em tubarão e em golfinho, representadas por expansões cutâneas que constituem órgãos para a natação, surgiram independentemente nesses dois animais.

A princípio, as nadadeiras parecem muito semelhantes, entretanto, um exame mais minucioso de sua morfologia evidencia que tal semelhança é apenas superficial e que essas características não devem ser consideradas homólogas (Figura 4.7). Casos de convergência como as asas das aves e dos morcegos, as pernas saltatorias dos cangurus e dos gafanhotos, a postura ereta dos seres humanos e dos pingüins (Figura 4.8), os apêndices em forma de pinça dos caranguejos e dos escorpiões etc. refletem apenas a semelhança geral entre as estruturas. Em geral, esse tipo de evolução homoplástica pode ser mais facilmente detectado, antes mesmo da realização de uma análise cladística.

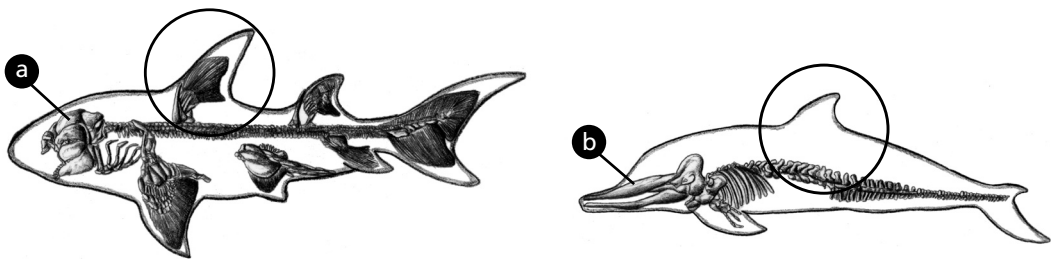


Figura 4.7: Nadadeiras dorsais de um tubarão (a) e de um golfinho (b).

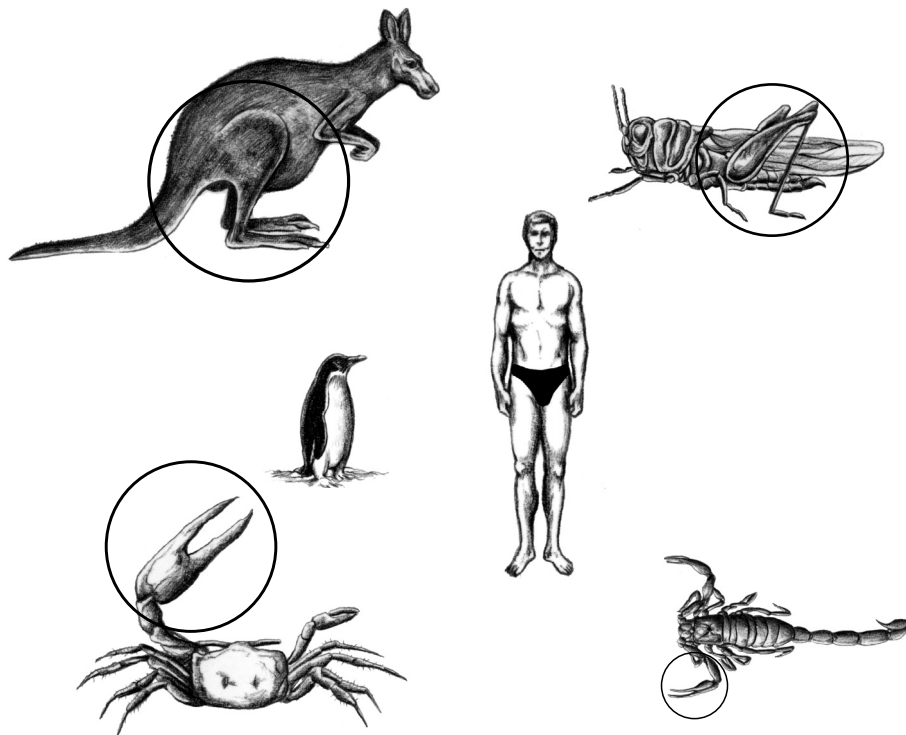


Figura 4.8: Pernas saltatorias de canguru e de gafanhoto; postura ereta de ser humano e de pingüim; apêndice em forma de pinça dos caranguejos e de escorpiões.

A partir de um mesmo estado plesiomórfico, surgem, independentemente, estados apomórficos idênticos em dois organismos diferentes. Este tipo de homoplasia costuma ocorrer em organismos muito próximos filogeneticamente e é, comumente, denominado paralelismo. Por exemplo, as membranas interdigitais dos dedos anteriores dos pés dos patos e dos albatrozes (**Figura 4.9**) ou a redução no comprimento dos élitros (= asas anteriores dos besouros) em diferentes grupos de besouros serra-paus (Cerambycidae) (**Figura 4.10**).

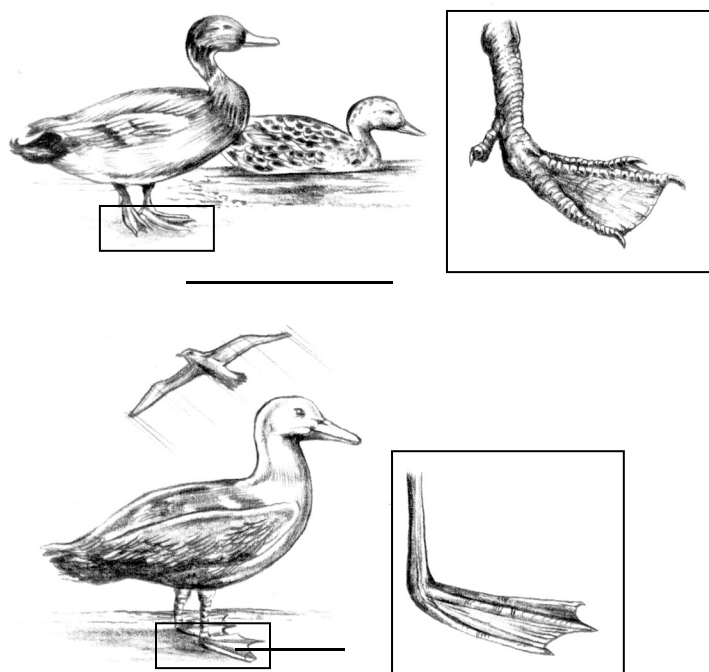


Figura 4.9: Aves com membranas interdigitais nos pés: (a) albatroz, (b) pato.

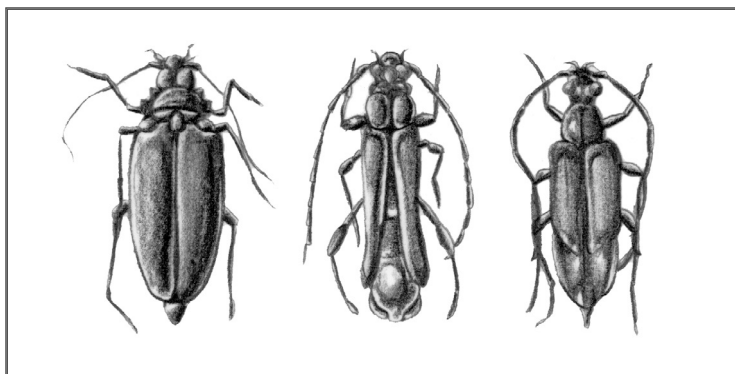


Figura 4.10: Besouros serra-paus (Cerambycidae) com asas curtas.

Uma determinada característica de um organismo sofre uma alteração e seu estado apomórfico torna-se semelhante ao estado plesiomórfico anterior. Esse terceiro tipo de homoplasia é normalmente denominado reversão. Por exemplo, o retorno à condição ápole em cobras é um caso de reversão, uma vez que o ancestral de todos os tetrápodes desenvolveu dois pares de membros locomotores (Figura 4.11). A condição áptera em pulgas (descendentes de insetos alados), a ausência de concha em lesmas (descendentes de caramujos com concha), a perda dos olhos em peixes cavernícolas (descendentes de peixes com olhos) etc. são casos de reversão (Figura 4.12).

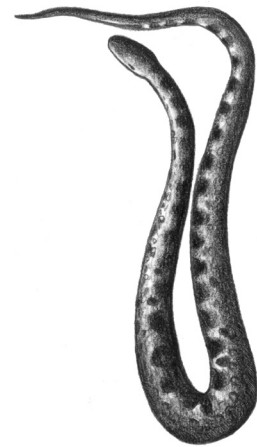


Figura 4.11: Cobra sucuri (*Eunectes murinus*).



Figura 4.12: Lesma, pulga e peixe cavernícola.

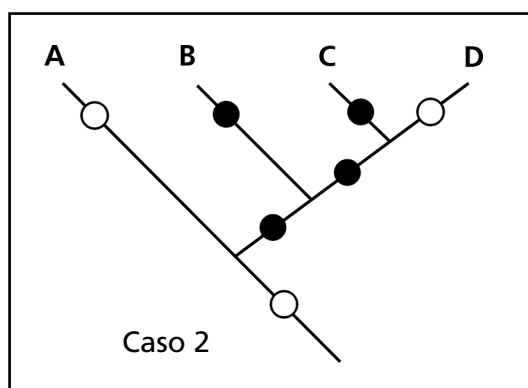
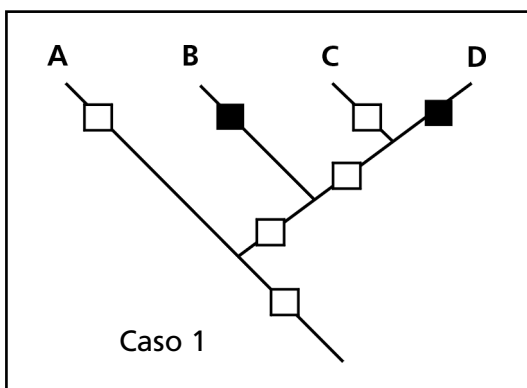
Embora na maioria dos casos seja possível diferenciar convergência de paralelismo, algumas vezes não é tão fácil determinar se uma homoplasia surgiu por um ou outro processo. Para resolver esse impasse, em ambos os casos utiliza-se o termo homoplasia ou surgimento homoplástico.

RESUMO

Os caracteres de um determinado organismo apresentam uma origem e diferenciação próprias. O compartilhamento de um estado destes caracteres apomórficos ou plesiomórficos por grupos de organismos é denominado, respectivamente, **sinapomorfia** e **simplesiomorfia**. As apomorfias de um determinado grupo podem, eventualmente, surgir durante a evolução, de forma independente em dois ou mais grupos. O surgimento independente é conhecido como **homoplasia**. Esta pode ocorrer quando estados plesiomórficos distintos originam estados apomórficos semelhantes como no caso das nadadeiras de peixes e golfinhos, sendo especificamente denominada **convergência**. Pode ocorrer ainda quando o mesmo estado plesiomórfico origina estados apomórficos idênticos, mas de forma independente, sendo denominado **paralelismo**. Ocorre ainda quando a mudança para um estado apomórfico faz com que este seja similar ao plesiomórfico anterior, sendo denominado **reversão**. O termo homoplasia normalmente é utilizado para os casos de convergência e paralelismo devido à dificuldade de distinguir os dois processos, ao contrário das reversões.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

No cladograma abaixo, são mostradas as transformações, ao longo da filogenia, de dois caracteres (círculo e quadradinho). Observe, no caso 1, que a espécie B apresenta o mesmo estado apomórfico do caráter “quadradinho” que a espécie D (quadrados escuros), sendo que ambos têm seu ancestral comum com o estado de quadrado claro. No caso 2, a espécie A compartilha o mesmo estado do caráter círculo (círculo claro) com a espécie D, embora o ancestral de B com C e D apresente o estado círculo escuro. Explique que tipo de compartilhamento de caracteres foi descrito acima.



INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, serão apresentadas as diferentes relações de parentesco entre os organismos.

Agrupamentos taxonômicos

AULA 5

objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Definir táxon ou agrupamentos taxonômicos.
- Conhecer os diferentes tipos de agrupamentos taxonômicos.

Pré-requisitos

Aula 3:
Homologia e série de
transformação de
caracteres.

Aula 4:
Caracteres
compartilhados e
homoplasias.



INTRODUÇÃO

Na aula anterior, mostramos que as modificações ocorridas em uma espécie ancestral podem ser compartilhadas pelos seus descendentes. Organismos diferentes podem compartilhar tanto o estado plesiomórfico de um carácter, simplesiomorfia, quanto o estado apomórfico, sinapomorfia. Você viu, ainda, que estados apomórficos semelhantes podem surgir independentemente em animais distintos sendo denominados homoplasias (convergência, paralelismo e reversão).

Foi visto, também, que as espécies podem modificar-se ao longo do tempo sem que para tal tenham de sofrer especiação. Desta forma, indivíduos da mesma espécie que viveram em épocas distintas podem ser diferentes. Por outro lado, espécies diferentes podem ser muito semelhantes entre si, dificultando a compreensão acerca da diversidade. Essas espécies são denominadas espécies crípticas.

Nesta aula, você verá quais e como podem ser as diferentes relações de agrupamento entre diferentes organismos.

AGRUPAMENTOS TAXONÔMICOS

Como visto na segunda aula, até 1960 os métodos de ordenação dos organismos eram baseados em critérios simples de graus de semelhança e de diferença entre eles, isto é, os organismos eram reunidos em função desses critérios, gerando agrupamentos (grupos e subgrupos) com maior ou menor grau de semelhança geral. A ordenação da diversidade dos organismos através da utilização desses critérios gerou, muitas vezes, agrupamentos (classificações) taxonômicos inconsistentes (artificiais).

Fazendo uma breve recapitulação, lembre que para a escola sistemática tradicional a ordenação dos organismos é uma atividade apenas catalogatória que separa ou agrupa coisas considerando suas semelhanças ou diferenças. A Escola Fenética também utiliza critérios de similaridade, embora utilize o maior número possível de semelhanças observáveis para agrupar os organismos. A Escola Evolutiva organiza o conhecimento sobre a diversidade biológica através da história evolutiva dos grupos de organismos.

Como demonstrado na segunda aula, as taxonomias tradicional e evolutiva estabelecem intuitivamente o relacionamento entre grupos de organismos, fundamentando-se em critérios muito subjetivos.

A escola cladista ordena a diversidade biológica a partir do relacionamento genealógico entre grupos naturais, isto é, com base nas relações de parentesco (filogenéticas) entre grupos formados por organismos que possuem um mesmo ancestral comum exclusivo.

Como você já percebeu, nesta aula, estamos tratando de grupos de organismos e não mais de seus caracteres isoladamente. Qualquer agrupamento de organismos biológicos cuja definição seja algum tipo de semelhança compartilhada é denominado **TÁXON**. As semelhanças que unem os elementos de um táxon podem corresponder a sinapomorfias, simplesiomorfias ou homoplasias.

Como resultado da definição de relacionamento biológico, Willi Hennig identificou três tipos de agrupamentos taxonômicos (**Figura 5.1**): **monofilético**, **parafilético** e **polifilético**. A compreensão de cada um desses tipos é fundamental para a classificação taxonômica.

TÁXON

Os táxons podem ser naturais (no sentido de que existe relação natural entre seus elementos como as relações filogenéticas) ou artificiais (apresentam relação abstrata). Os táxons podem ser nomeados ou não, como será visto nas Aulas 10, 11 e 12 – Classificação zoológica e taxonômica.

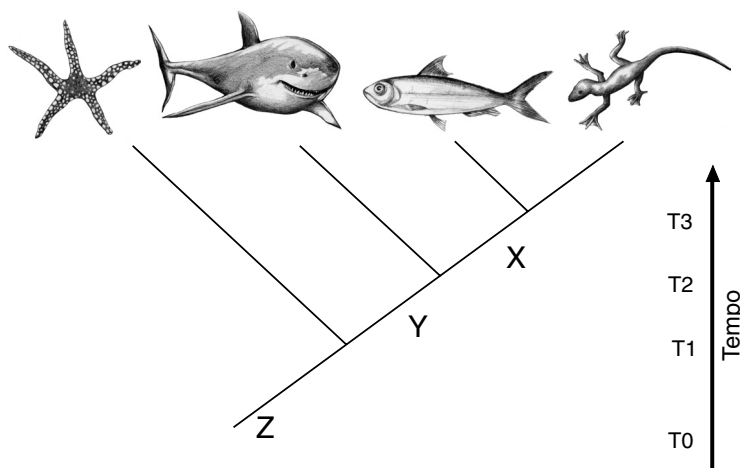


Figura 5.1: Cladograma demonstrando o relacionamento filogenético entre uma estrela-do-mar, um tubarão, uma sardinha e uma lagartixa.

Grupo Monofilético

Como você viu na aula anterior e, também, na disciplina Diversidade dos Seres Vivos, quando se diz que duas espécies têm uma espécie ancestral comum e exclusiva, está afirmando-se que existiu uma espécie ancestral que se dividiu e gerou essas duas espécies filhas e somente elas.



Para que sejam erigidos agrupamentos taxonômicos naturais (monofiléticos), o princípio da ancestralidade comum e exclusiva deve ser aplicado a qualquer táxon ou categoria taxonômica.

Um táxon monofilético consiste de um agrupamento que inclui uma espécie ancestral e todas as suas espécies descendentes. Na **Figura 5.1**, você encontra os seguintes táxons monofiléticos:

- cada um dos táxons terminais, ou seja, o grupo da estrela-do-mar, o do tubarão, o da sardinha e o da lagartixa;
- o grupo formado pelo ancestral 'X' e pela sardinha + lagartixa (suas espécies descendentes);
- o grupo formado pelo ancestral 'Y' e pelo tubarão + ancestral 'X' + sardinha + lagartixa;
- o grupo formado pelo ancestral 'Z' e pela estrela-do-mar + o ancestral 'Y' + tubarão + ancestral 'X' + sardinha + lagartixa.

Neste exemplo em particular, as categorias taxonômicas formadas pelos dois últimos grupos monofiléticos citados receberam nomes linneanos formais. São eles, Vertebrata e Deuterostomata, respectivamente.



A hipótese de que determinados táxons formam um agrupamento monofilético é sustentada por sinapomorfias, isto é, o compartilhamento de apomorfias corresponde a um indício de ancestralidade comum entre táxons.

Os estudos acerca do relacionamento filogenético entre os animais têm demonstrado que as classificações tradicionais apresentam vários táxons monofiléticos. Vejamos os exemplos citados anteriormente:

- os Vertebrata são considerados um grupo monofilético. A presença de vértebras é tida como uma sinapomorfia e, juntamente com outras sinapomorfias, sustenta o monofiletismo destes animais;
- os Deuterostomata formam outro grupo considerado monofilético. Na fase de **GASTRULAÇÃO**, durante o desenvolvimento embrionário desses animais, o ânus surge a partir do **BLASTÓPORO**. Esta característica, considerada apomórfica, representa uma das sinapomorfias que sustentam o monofiletismo dos animais deuterostomados.

Vejamos, agora, alguns outros exemplos de táxons monofiléticos presentes na taxonomia tradicional do Reino Animalia (**Figura 5.2**).



Você verá os termos **gastrulação** e **blastóporo**, além de outros, na aula sobre desenvolvimento embrionário (Aula 17 – Origem do mesoderma).

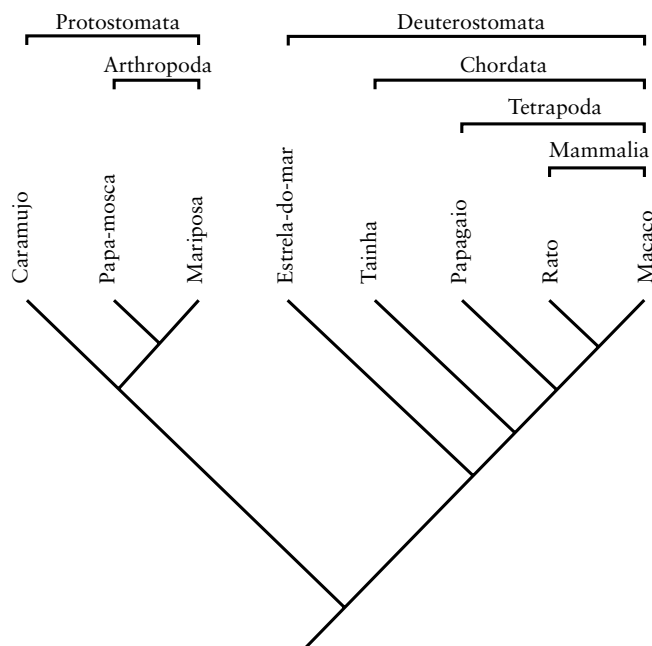


Figura 5.2: Cladograma demonstrando o relacionamento filogenético entre caramujo, papa-mosca, mariposa, estrela-do-mar, tainha, papagaio, rato e macaco.

- **Primatas** – mamíferos que apresentam unhas chatas, ao menos no polegar. Considera-se que a unha seja apomórfica em relação às garras dos outros mamíferos.
- **Mammalia** – as glândulas mamárias são consideradas uma condição apomórfica. Esta condição representa uma das sinapomorfias que sustentam o monofiletismo dos mamíferos.
- **Aves** – grupo de animais que apresentam penas. As penas são ditas apomórficas com relação a escamas dérmicas.
- **Tetrapoda** – grupo sustentado pela presença de quatro patas caracterizadas por apenas um osso em sua região proximal e por dois em sua região média.
- **Chordata** – animais que apresentam **NOTOCORDA**, pelo menos em sua fase embrionária.
- **Echinodermata** – o sistema hidrovascular ou ambulacrário é considerado uma das sinapomorfias que sustentam a condição monofilética deste táxon.
- **Insecta** – grupo de todas as espécies de artrópodes que apresentam redução do número de apêndices do corpo, tórax com três pares de patas articuladas e abdome com estilos ou sem apêndices locomotores.

NOTOCORDA

Do grego *nôtos*, dorso + *chorda*, cordão. Suporte axial formado por células em uma matriz gelatinosa envolvida por tecido conjuntivo fibroso. Durante o desenvolvimento embrionário dos cordados, origina-se ventralmente ao tubo nervoso.

- Arthropoda – o corpo coberto por cutícula calcificada é considerado uma condição apomórfica, sustentando o monofiletismo desses animais.
- Mollusca – animais que apresentam a parede dorsal do corpo especializada, denominada manto (responsável pela formação de concha ou de espículas calcáreas).
- Prostotomata – animais que apresentam tanto boca quanto ânus originados a partir do blastóporo, durante a fase de gastrulação. Esta característica é tida como apomórfica e representa uma das sinapomorfias que sustentam o monofiletismo dos animais protostomados.

Note que vários táxons foram formalmente propostos, nomeados e associados a categorias taxonômicas. Contudo, existem ainda inúmeros outros táxons monofiléticos que não foram propostos formalmente (com nome latino e categoria associada) e, embora alguns pesquisadores tenham sugerido nomear cada táxon, isto seria humanamente impossível. Existem ainda outros tantos táxons monofiléticos que não sofreram qualquer tipo de investigação, os quais só serão descobertos com a realização de estudos acerca do relacionamento filogenético dos grupos.

Observe atentamente a **Figura 5.3** e responda – Quantos táxons monofiléticos podem ser formados?

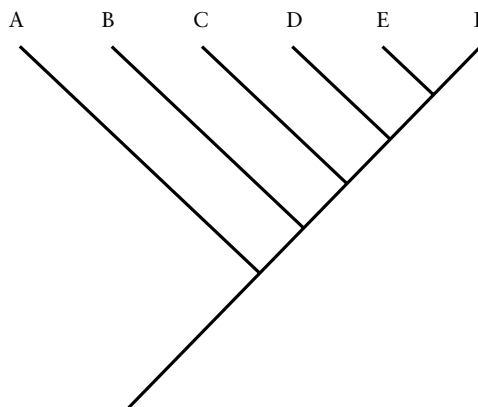


Figura 5.3: Cladograma de um relacionamento hipotético entre os táxons A, B, C, D, E e F.

Como você pode perceber, para uma determinada hipótese de relacionamento filogenético, existe apenas uma maneira de formar táxons monofiléticos. Com os táxons terminais A, B, C, D, E e F apresentados na hipótese acima, só podemos formar cinco grupos monofiléticos.

São eles:

- $V = (A, B, C, D, E, F);$
- $W = (B, C, D, E, F);$
- $X = (C, D, E, F);$
- $Y = (D, E, F)$ e
- $Z = (E, F).$

Contudo, para essa mesma hipótese, podem ser formados 49 grupos não monofiléticos diferentes (**Quadro 5.1**). Note que alguns desses grupos não apresentam uma espécie ancestral comum e exclusiva somente deles como, por exemplo, os grupos K24, K32 e K41, entre outros. Note também que outros grupos não incluem todas as espécies descendentes de um mesmo ancestral como, por exemplo, os grupos K1, K6, K36, entre outros.

Quadro 5.1: Grupos não monofiléticos formados a partir da **Figura 5.3**.

K1 = (A, B, C, D, E)	K18 = (A, B, C)	K35 = (C, D, F)
K2 = (A, B, C, D, F)	K19 = (A, B, D)	K36 = (C, E, F)
K3 = (A, B, D, E, F)	K20 = (A, B, E)	K37 = (A, B)
K4 = (A, C, D, E, F)	K21 = (A, B, F)	K38 = (A, C)
K5 = (B, C, D, E, F)	K22 = (A, C, D)	K39 = (A, D)
K6 = (A, B, C, D)	K23 = (A, C, E)	K40 = (A, E)
K7 = (A, B, C, E)	K24 = (A, C, F)	K41 = (A, F)
K8 = (A, B, C, F)	K25 = (A, D, E)	K42 = (B, C)
K9 = (A, B, D, E)	K26 = (A, D, F)	K43 = (B, D)
K10 = (A, B, D, F)	K27 = (A, E, F)	K44 = (B, E)
K11 = (A, B, E, F)	K28 = (B, C, D)	K45 = (B, F)
K12 = (A, C, D, E)	K29 = (B, C, E)	K46 = (C, E)
K13 = (A, C, D, F)	K30 = (B, C, F)	K47 = (C, F)
K14 = (A, D, E, F)	K31 = (B, D, E)	K48 = (D, E)
K15 = (B, C, D, E)	K32 = (B, D, F)	K49 = (D, F)
K16 = (B, C, D, F)	K33 = (B, E, F)	
K17 = (B, D, E, F)	K34 = (C, D, E)	

Os mesmos estudos filogenéticos que corroboram a condição monofilética de muitos grupos de animais têm verificado, também, que vários táxons encontrados nas classificações tradicionais não são monofiléticos. Ou seja, alguns táxons podem ser formados por espécies ou táxons que não apresentam uma espécie ancestral comum exclusiva delas, como aquelas relacionadas no **Quadro 5.1**. Nas classificações zoológicas propostas encontram-se, ainda, alguns táxons formais não monofiléticos.

PISCES

Táxon parafilético aceito em classificações tradicionais. Ele é composto por Myxinoidea (feiticeiras, peixes sem mandíbulas), Petromyzontoidea (lampréias, peixes sem mandíbulas), Chondrichthyes (tubarões e arraia, peixes cartilaginosos), Actinopterygii (peixes ósseos com nadadeiras raiadas), Actinistia (celacantos, peixes ósseos com nadadeiras lobadas) e Dipnoi (peixes ósseos, com nadadeiras lobadas e pulmonados).

Grupo Parafilético

Um grupo taxonômico parafilético é formado pelo agrupamento de apenas alguns táxons descendentes de um mesmo ancestral. Dessa forma, um grupo parafilético corresponde a um grupo monofilético do qual se retirou uma ou mais espécies descendentes. Na **Figura 5.1**, o táxon formado por tubarão + sardinha tem sido tradicionalmente denominado **PISCES**.



Entre os sistematistas, é comum ouvir que peixe não existe. Portanto, se você comeu peixe hoje, continuará com fome, isto é, como peixe não existe, você não comeu nada. Nesse caso, seus sentidos estão lhe enganando. Ih! Será que você está ficando maluco? Se você tem certeza que se alimentou de alguma coisa hoje, como esta coisa pode não existir?

Não se preocupe, você não está ficando maluco. Note que você se alimentou de um espécime (indivíduo) animal que existia, era sólido; você o mastigou e o engoliu. Contudo, é a categoria taxonômica na qual ele foi incluído que não existe. Observando atentamente a **Figura 5.1**, você pode perceber que o táxon “Pisces” não é formado por todos os descendentes de um mesmo ancestral comum, isto é, o ancestral do tubarão e da sardinha também é ancestral da lagartixa. Como visto “Pisces” representa um táxon parafilético, uma vez que inclui apenas parte dos descendentes de um mesmo ancestral. Esse táxon foi criado com base na semelhança geral de vertebrados aquáticos e, segundo alguns pesquisadores, deve ser mantido na classificação zoológica. A condição parafilética de “Pisces” (**Figura 5.4**) foi definida quando se verificou que uma parte dos peixes apresenta maior parentesco com o grupo dos Tetrapoda do que com outros peixes.

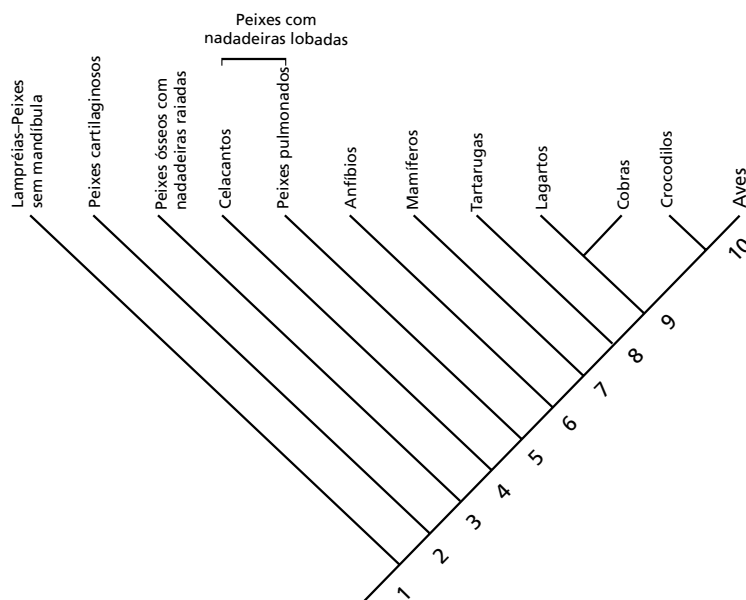


Figura 5.4: Cladograma demonstrando o relacionamento filogenético entre os grupos de vertebrados.

Ao examinar a **Figura 5.4**, é possível perceber que os “peixes pulmonados” (Dipnoi) são mais próximos filogeneticamente dos Tetrapoda (anfíbios, mamíferos, tartarugas, lagartos, cobras, crocodilos e aves), do que dos demais “peixes”; isto é, tanto Dipnoi quanto Tetrapoda apresentam um mesmo ancestral comum e exclusivo deles. Os “peixes” ósseos com nadadeiras raiadas (Actinopterygii) são mais próximos de celacantos (Actinistia) + Dipnoi + Tetrapoda do que dos “peixes” cartilaginosos (Chondrichthyes) e dos “peixes” sem mandíbulas. Os “peixes” cartilaginosos compartilham o mesmo ancestral com os “peixes” ósseos com nadadeiras raiadas, os celacantos, os “peixes” pulmonados e os tetrápodes; e esse ancestral não é o mesmo ancestral dos “peixes” ágnatos.

Os animais tradicionalmente classificados como répteis (Reptilia) também constituem um grupo parafilético (**Figura 5.4**). Este táxon também foi erigido com base na similaridade geral do corpo de seus integrantes. Atualmente, considera-se que os jacarés e crocodilos (Crocodylia) são mais próximos filogeneticamente das aves (Aves) do que dos demais Reptilia. O táxon Reptilia não inclui todos os descendentes de um mesmo ancestral, correspondendo, na verdade, ao grupo dos animais vertebrados que produzem ovos amnióticos (Amniota) com exceção das Aves e Mammalia.

Outros táxons erigidos com base na similaridade geral do corpo e que também constituem grupos parafiléticos são:

- “Apterygota” – inclui os insetos sem asas.
- “Invertebrata” – inclui os animais sem vértebras.

Grupo Polifilético

Um grupo polifilético consiste de um grupo monofilético do qual se retirou um grupo parafilético. Em outras palavras, o polifiletismo ocorre quando são reunidas partes de dois ou mais grupos monofiléticos. Na **Figura 5.4**, se nós formássemos o grupo fictício “Homoterma” (vertebrados homeotérmicos) incluindo apenas Mammalia e Aves, ele representaria um grupo **polifilético**.

As classificações tradicionais também permitiam a formação de táxons polifiléticos. Contudo, à medida que o conhecimento acerca da diversidade foi crescendo e se acumulando, vários desses táxons foram sendo excluídos das classificações. As diferenças e a distância filogenética entre os componentes desses táxons eram tão evidentes que demonstravam a sua heterogeneidade. Um dos casos mais característicos era o do táxon “Vermes”. Reconhecido na primeira classificação binominal formal, formulada por Linnaeus, “Vermes” era constituído por animais dos gêneros *Ascaris* (Lombriga - Nematoda); *Asterias* (estrela-do-mar – Echinodermata); *Fasciola* (fascíola - Platyhelminthes); *Gorgonia* (Gorgônia - Cnidaria); *Helix* (caracol – Mollusca); *Hirudo* (sanguessuga - Annelida); *Holothuria* (pepino-do-mar – Echinodermata); *Lumbricus* (minhoca - Annelida); *Medusa* (água-viva - Cnidaria); *Nereis* (minhoca-do-mar - Annelida); *Ostrea* (ostra – Mollusca); *Taenia* (solitária - Platyhelminthes) e *Teredo* (teredo, ubiraçoca - Mollusca), entre outros.

Os três tipos de agrupamentos taxonômicos são representados na **Figura 5.5**.

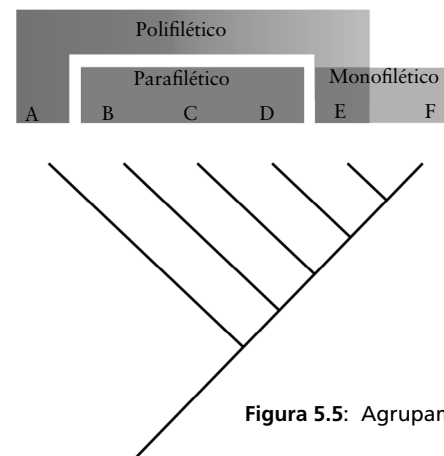


Figura 5.5: Agrupamentos taxonômicos.

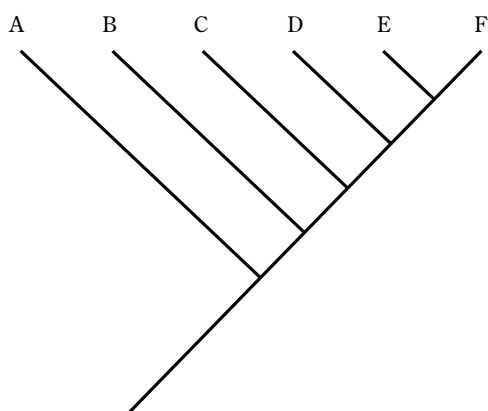
Como você pode perceber, agrupamentos monofiléticos são sustentados por sinapomorfias; agrupamentos parafiléticos, por simplesiomorfias; agrupamentos polifiléticos, por homoplasias.

RESUMO

O agrupamento de organismos baseados em algum critério de semelhança é denominado táxon. As semelhanças que unem os organismos em um grupo podem corresponder a sinapomorfias, simplesiomorfias ou homoplasias (convergências, paralelismo ou reversões). Com o critério estabelecido por Hennig de relacionamento filogenético, os agrupamentos formados, dependendo do tipo de semelhança, podem ser denominados grupos Monofiléticos, Parafiléticos e Polifiléticos. Os grupos monofiléticos englobam um ancestral e todos os seus descendentes, como por exemplo o táxon Vertebrata (vertebrados). Os parafiléticos envolvem o ancestral comum, mas nem todos os seus descendentes, como os Reptilia (répteis). Nos grupos polifiléticos são reunidas partes de dois ou mais grupos monofiléticos.

EXERCÍCIOS AVALIATIVOS

No cladograma, identifique entre os agrupamentos mostrados (AD, BC e EF) quem é monofilético, parafilético e polifilético. Discuta, também, por que você os classificou desta forma.

**INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA**

Nas próximas aulas, veremos alguns princípios da metodologia cladística e como são estabelecidas as hipóteses acerca do relacionamento filogenético entre táxons, isto é, a história evolutiva dos grupos de organismos; como são determinados os estados plesiomórficos e apomórficos de um caráter e quais as informações contidas nos diagramas de relacionamento filogenético.

Métodos de análise cladística – Parte I

AULA 6

objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer a metodologia cladística.
- Aprender como se determina o estado (apomórfico ou plesiomórfico) de um caráter.
- Conhecer como se estabelece a hipótese acerca do relacionamento filogenético entre grupos.

Pré-requisitos

Aula 3:

Homologia e série de transformação de caracteres.

Aula 4:

Caracteres compartilhados e homoplasias.

Aula 5:

Agrupamentos taxonômicos.



INTRODUÇÃO

Como visto nas aulas anteriores, os animais podem ser estudados isoladamente em alguns dos seus aspectos, isto é, podemos estudar quais as estruturas excretórias de um peixe de água doce, como um pássaro voa, como se dá o canto de uma cigarra, como uma baleia respira, quais os mecanismos de isolamento térmico de uma lhama, como um pingüim nada, qual o tipo de veneno produzido por um escorpião, quais os mecanismos de defesa de uma tartaruga, além de tantas outras questões. Contudo, somente a partir de estudos comparativos são estabelecidas hipóteses de relacionamento filogenético. As várias características compartilhadas, por indivíduos de uma mesma espécie ou por indivíduos de espécies diferentes, podem ter sido herdadas de um ancestral comum ou podem ter surgido independentemente (homoplasias). Como nós não podemos observar os ancestrais diretamente, buscamos mecanismos para recuperar as informações acerca das relações de parentesco entre grupos, analisando os táxons atuais ou os registros fósseis. A seguir, vamos abordar os métodos utilizados pela taxonomia tradicional, propondo algumas atividades para você desenvolver ao longo da aula.

RELACIONAMENTO ENTRE TÁXONS

A partir do momento em que os cientistas aceitaram o princípio da evolução, as afinidades naturais entre os organismos passaram a ser vistas como resultado da evolução. Estas afinidades, muitas vezes, foram interpretadas como semelhanças apresentadas pelos organismos, as quais eram utilizadas para reuni-los em agrupamentos taxonômicos. Por exemplo, observe atentamente a **Figura 6.1** e tente formar diferentes grupos com esses animais.

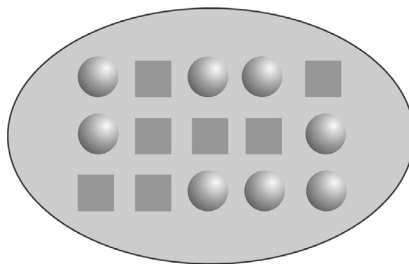


Figura 6.1: Conjunto de animais hipotéticos quadrados e redondos.

Certamente, você formou um grupo com os animais redondos e um outro com os animais quadrados. Assim como você, a taxonomia utilizava-se desse mesmo princípio, isto é, baseava-se na similaridade geral entre os organismos para erigir agrupamentos taxonômicos e para propor afinidades entre grupos de organismos.

Agora, vamos pegar o exemplo anterior e acrescentar mais alguns animais (Figura 6.2).

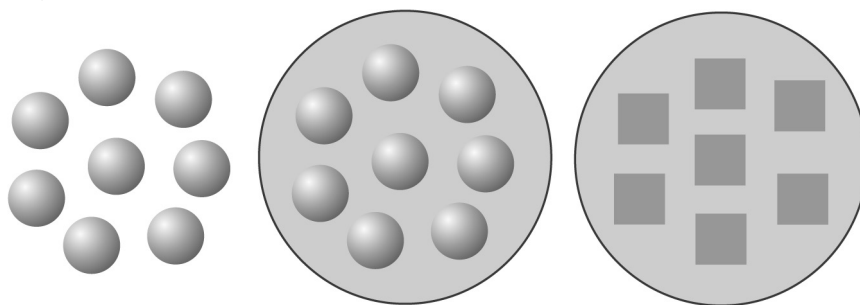


Figura 6.2: Grupos de animais hipotéticos quadrados e redondos, com animais redondos fora desses grupos.

Observando os animais que estão de fora dos grupos sugeridos, você pode verificar que eles também são redondos. Seguindo esse exemplo hipotético, imaginemos que, ao examinarmos todos os outros animais existentes, foi observado que eles também são redondos.



Com tal constatação, como devem ficar os grupos propostos inicialmente?

Após examinar todos os animais, você percebe que o grupo formado por animais quadrados pode ser facilmente diferenciado, contudo, nesse momento, não é possível diferenciar os animais que inicialmente formaram o grupo de animais redondos dos animais redondos incluídos posteriormente. Como citado acima, os táxons eram agrupados a partir de semelhanças compartilhadas. À medida que novos táxons eram descobertos ou que novos caracteres eram estudados, outros grupos ou subgrupos poderiam ser sugeridos ou criados. Vamos exercitar um pouco mais a prática de agrupar organismos; por exemplo, passemos a considerar os seguintes animais hipotéticos:

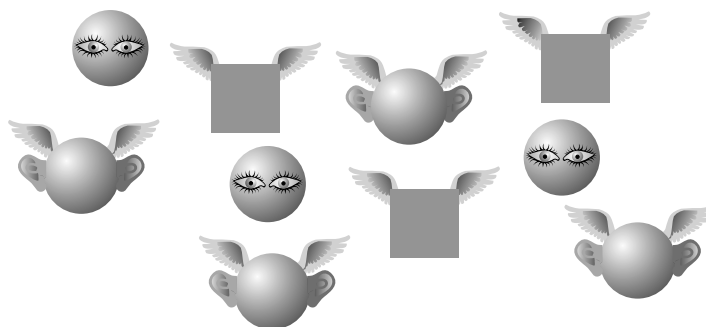


Figura 6.3: Animais hipotéticos.



Tente formar agrupamentos com os táxons apresentados.

Com os caracteres apresentados, é possível criar os seguintes agrupamentos:

- grupo A – animais que possuem olhos,
- grupo B – animais com asas e orelhas,
- grupo C – animais quadrados com asas.

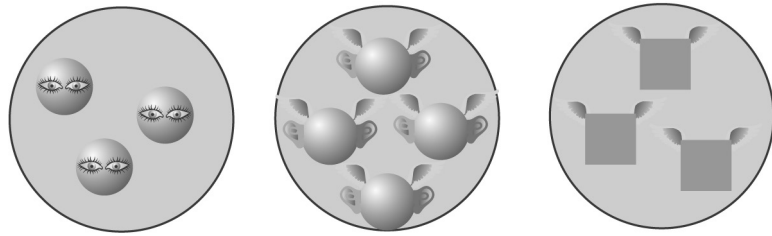


Figura 6.4: Grupo de animais hipotéticos. Grupo A (redondos com olhos), grupo B (redondos, com asas e orelhas) e grupo C (quadrados, com asas).

Nesse caso, estamos agrupando os animais pelo menor grau de semelhanças. Assim formam-se grupos pequenos capazes de serem diferenciados entre si. Entretanto, podemos verificar também que alguns dos grupos formados compartilham algumas características e que nós podemos formar ainda agrupamentos mais abrangentes, como:

- o grupo D – dos animais redondos, incluindo o grupo formado por animais com olhos e o formado por animais com orelhas, totalizando 7 animais;
- o grupo E – dos animais com asas, incluindo o grupo formado por animais quadrados e o formado por animais com orelhas, totalizando 7 animais.

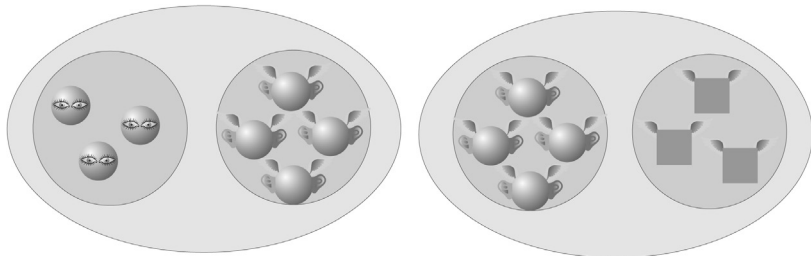


Figura 6.5: Grupo D, incluindo os grupos A e B (animais redondos com olhos e animais redondos, com asas e orelhas); grupo E, incluindo os grupos B e C (animais redondos com asas e orelhas e animais quadrados, com asas).

Ao formar os agrupamentos mais abrangentes, você pode incluir o grupo dos animais redondos, com asas e orelhas, em dois grupos distintos: no grupo D, que inclui os animais com olhos, com base na forma redonda do corpo, ou no grupo E, que inclui os animais quadrados, com base na presença de asas. Nesses casos, a decisão de qual agrupamento deveria ser formado, D ou E, era do próprio taxonomista. Inúmeras vezes, diferentes taxonomistas tinham opiniões contrárias, gerando alguns conflitos.

Continuemos exercitando um pouco mais esse método de agrupamento utilizado na taxonomia tradicional e também na fenética, e para isso vamos aumentar o número de táxons e de características analisadas. Seguindo o princípio da similaridade, faça uma análise e proponha agrupamentos entre estrelas-do-mar, tubarões, jibóias e macacos, utilizando os seguintes caracteres:

- 1 – membros locomotores articulados – ausentes ou presentes;
- 2 – temperatura do corpo – variável ou constante;
- 3 – local onde o embrião se desenvolve – fora do corpo materno ou dentro do corpo materno;
- 4 – tipo de ambiente em que se vive – marinho ou aéreo;
- 5 – número de células do corpo – uma ou muitas.

Para facilitar a visualização dos dados, vamos construir uma tabela, denominada **matriz de dados**. Na primeira coluna serão posicionados os animais a serem analisados, e na primeira linha, os caracteres utilizados.

Quadro 6.1: Modelo de matriz de dados.

Animais/Caracteres	1	2	3	4	5
A – Estrelas-do-mar					
B – Tubarões					
C – Jibóias					
D – Macacos					

Uma vez que nosso exemplo apresenta caracteres binários, ou seja, com apenas dois estados, utilizaremos os dígitos 0 (zero) para representar o primeiro estado citado em cada caráter e 1 (um) para o segundo estado. Em uma folha de papel, você pode preencher a tabela.



Faça-o agora, antes de prosseguir, e logo abaixo confira o resultado do seu trabalho.

Após o preenchimento, nossa tabela ficará da seguinte forma:

Quadro 6.2: Matriz de dados com os caracteres preenchidos.

Animais/Caracteres	1	2	3	4	5
A – Estrelas-do-mar	0	0	0	0	1
B – Tubarões	0	0	0	0	1
C – Jibóias	0	0	0	1	1
D – Macacos	1	1	1	1	1

Agora, observando a tabela, tente formar agrupamentos para esses animais.

Utilizando o caráter 5 (número de células do corpo) podemos propor um grupo que inclua todos os animais de nossa análise.

Quadro 6.3: Matriz de dados com realce no caráter 5.

Animais/Caracteres	1	2	3	4	5
A – Estrelas-do-mar	0	0	0	0	1
B – Tubarões	0	0	0	0	1
C – Jibóias	0	0	0	1	1
D – Macacos	1	1	1	1	1

Esse grupo pode ser representado graficamente das seguintes formas:

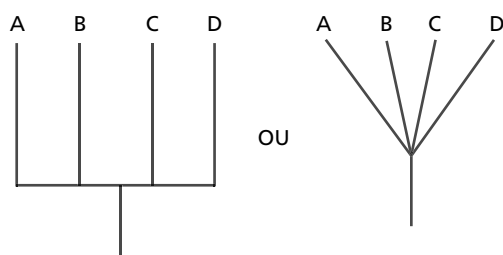


Figura 6.6: Representação gráfica do grupo formado com base no caráter 5. A linha ou braço grifado representa o agrupamento que inclui todos os táxons.

Continuando nossa análise, observe que podemos utilizar também os caracteres 1 (membros locomotores articulados), 2 (temperatura do corpo) e 3 (local onde o embrião se desenvolve) para propormos um grupo que inclua estrela-do-mar, tubarão e jibóia.

Quadro 6.4: Matriz de dados com realce para o grupo formado por A, B e C, e os caracteres 1, 2 e 3.

Animais/Caracteres	1	2	3	4	5
A – Estrelas-do-mar	0	0	0	0	1
B – Tubarões	0	0	0	0	1
C – Jibóias	0	0	0	1	1
D – Macacos	1	1	1	1	1

Nesse caso, as estrelas-do-mar, os tubarões e as jibóias formam um grupo por compartilharem: ausência de membros locomotores articulados, temperatura do corpo variável e embriões que se desenvolvem fora do corpo materno. Incluindo esse novo agrupamento no anterior (Figura 6.7), nossa representação gráfica ficará da seguinte forma:

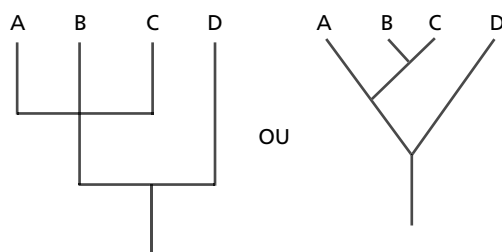


Figura 6.7: Representação gráfica do novo agrupamento: A, B, C.

As pessoas que obtiveram outro tipo de agrupamento não precisam ficar preocupadas.

Uma outra possibilidade é a de utilizar o caráter 4 (tipo de ambiente em que se vive) em detrimento aos caracteres 1, 2 e 3.

Quadro 6.5: Matriz de dados com realce para o caracter 4.

Animais/Caracteres	1	2	3	4	5
A – Estrelas-do-mar	0	0	0	0	1
B – Tubarões	0	0	0	0	1
C – Jibóias	0	0	0	1	1
D – Macacos	1	1	1	1	1

Dessa forma, seriam formados dois grupos: um com estrela-do-mar e tubarão, por serem marinhos; outro com jibóia e macaco, por serem aéreos. Esse agrupamento seria representado graficamente da seguinte forma:

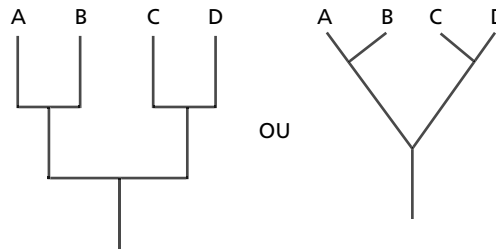


Figura 6.8: Representação gráfica dos dois grupos formados com base no caráter 4.

Como você pode perceber, na taxonomia tradicional, a utilização dos caracteres era arbitrária e pessoal. As pessoas que preferirem a utilização dos caracteres 1, 2 e 3 para formar o grupo **A + B + C** podem argumentar que três caracteres dão mais consistência à análise. Por outro lado, as pessoas que preferirem formar o grupo **A + B** e o grupo **C + D** podem considerar o modo de vida (ambiente em que os animais vivem) como a característica mais importante para sustentar esses agrupamentos. A prática de dar peso (importância) aos caracteres é bastante difundida entre os taxonomistas e, dessa forma, era possível escolher qual hipótese aceitar.

O método de agrupamento com base em similaridade total e a organização hierárquica resultante dele, algumas vezes representavam hipóteses de relacionamento filogenético entre os táxons. Tais hipóteses eram representadas graficamente por diagramas denominados árvores genealógicas ou árvores filogenéticas (**Figura 6.9 e 6.10**).

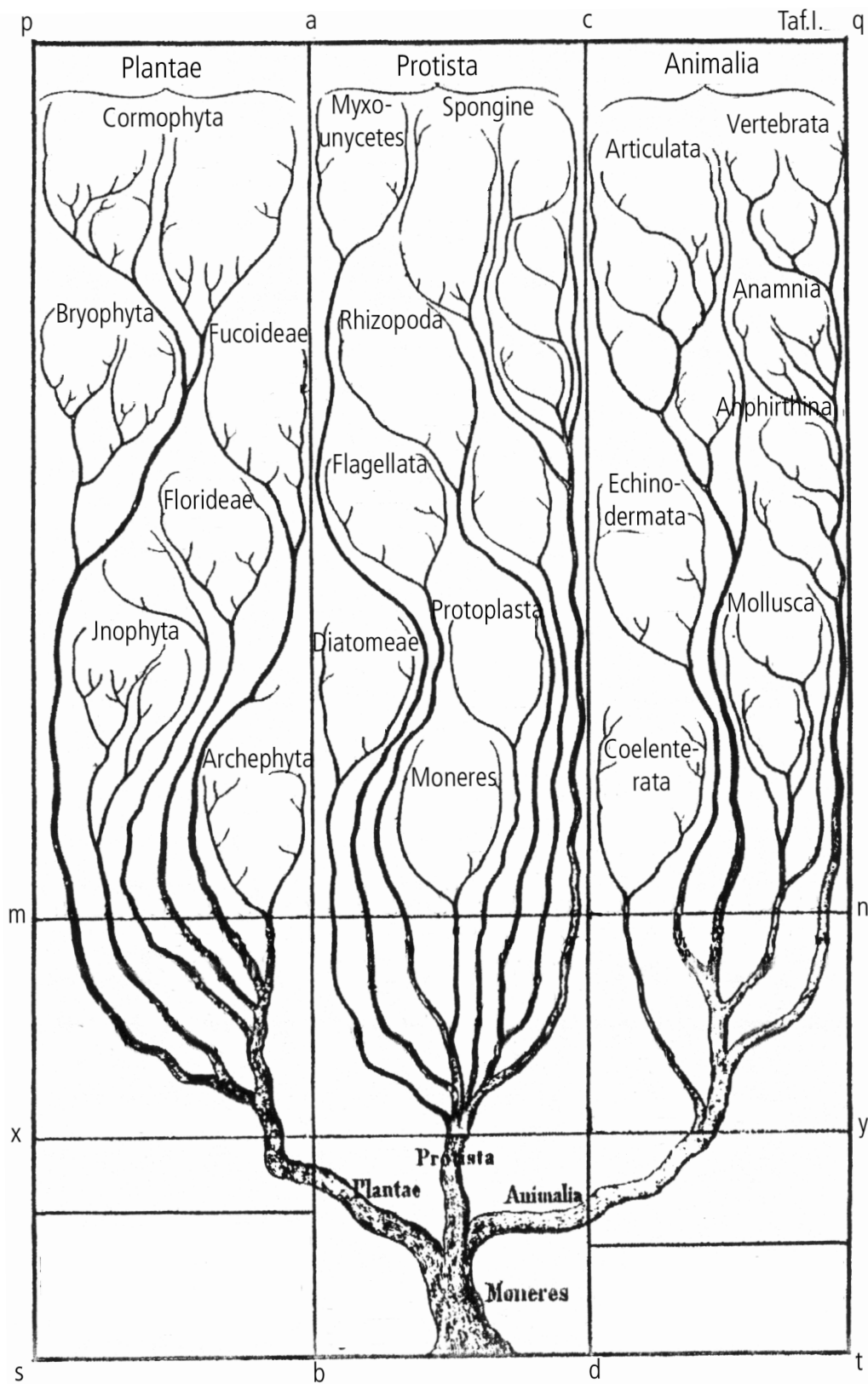


Figura 6.9: Árvore genealógica dos organismos de Haeckel (modificada).

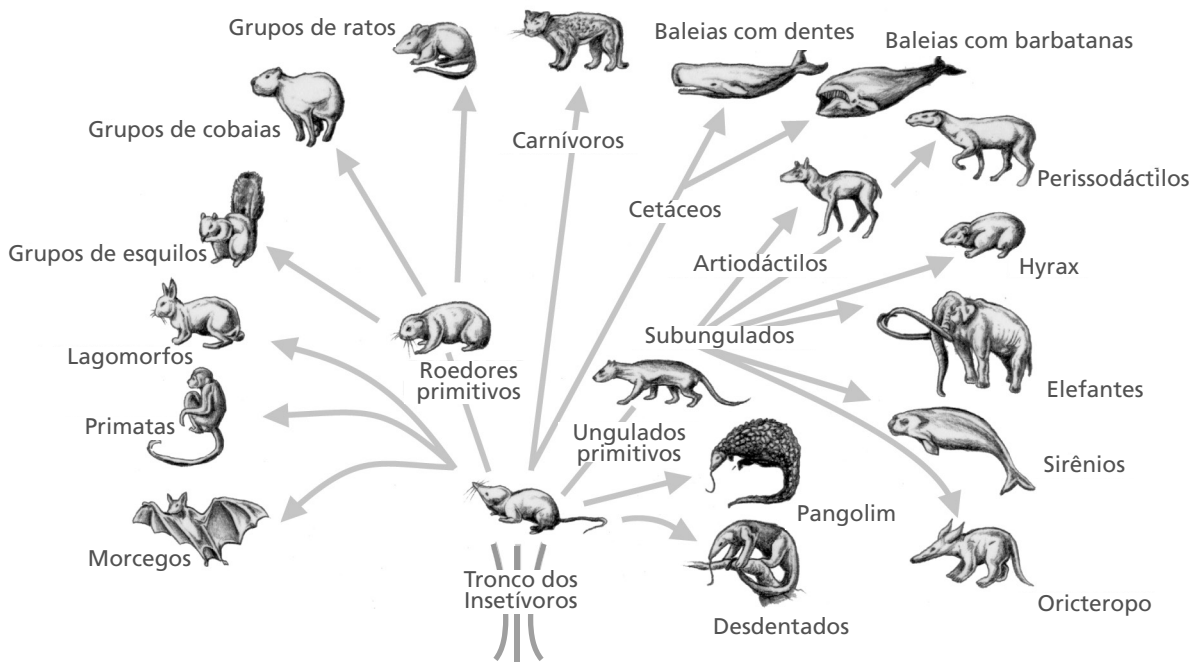


Figura 6.10: Árvore genealógica das principais ordens de mamíferos eutérios (placentários) (modificado de Romer & Parsons, 1977).

Como visto na Aula 2 (Biologia Comparada e Escolas Sistemáticas), o lançamento dos fundamentos da Sistemática Filogenética provocou uma revolução no conceito de sistemática, por incorporar a evolução biológica em seu método. Assim, vamos mostrar como a metodologia cladística trabalha, e você poderá compreender a diferença entre ela e a taxonomia tradicional. Ou seja, vejamos como as hipóteses acerca do relacionamento entre os organismos são inferidas atualmente.

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA OU CLADISMO

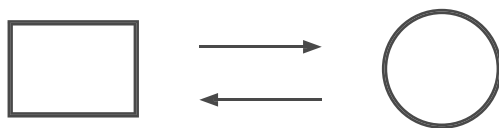
Willi Hennig, através de sua Sistemática Filogenética, criou um método para implementar o conceito ancestral-descendente, ou seja, uma forma coerente de recuperar as informações acerca das relações de parentesco entre os organismos. Ele também redefiniu grupo monofilético e apresentou dois novos conceitos: apomorfia e plesiomorfia. De acordo com a Sistemática Filogenética, os grupos são sempre monofiléticos e fundamentados em sinapomorfias, não se admitindo grupos parafiléticos e polifiléticos. A metodologia utilizada na Sistemática Filogenética (denominada também metodologia cladística) vem sofrendo algumas modificações, contudo, o escopo central da teoria de Hennig tem-se mantido mais ou menos inalterado.

Para se compreender melhor como é realizada a reconstrução da história evolutiva dos grupos de organismos, você verá alguns dos princípios básicos da Sistemática Filogenética, isto é, como se determina o estado de um caráter, como se estabelecem hipóteses de relacionamento filogenético, quais as informações contidas nos diagramas de relacionamento filogenético e as consequências de uma hipótese inicial de homologia não ser comprovada em uma análise cladística.

POLARIZAÇÃO DE SÉRIES DE TRANSFORMAÇÃO DE CARACTERES

Na Aula 3 (Homologia e série de transformação de caracteres), você viu que um mesmo caráter pode apresentar diferentes condições homólogas. Para a reconstrução do relacionamento filogenético entre organismos, torna-se fundamental diferenciar o estado plesiomórfico (original ou primitivo, isto é, preexistente no ancestral) do estado apomórfico (derivado) de um caráter. Por exemplo, a multicelularidade dos animais em relação à unicelularidade de outros organismos, a fixação ao substrato em relação à vida livre, a coluna vertebral nos vertebrados em relação à sua ausência nos demais animais, a ausência de pernas nas cobras em relação à presença de patas nos tetrápodes.

Voltando ao exemplo dos animais redondos e quadrados já apresentado, considere o caráter – forma do corpo.



Você é capaz de afirmar qual o estado que surgiu primeiro, isto é, qual o estado plesiomórfico, o quadrado ou o redondo?

Examinemos agora aos seguintes exemplos: dados diferentes estados de um caráter (A, B ou A, B, C), qual o estado que surgiu primeiro e qual estado deu origem a qual?

Para caráter com dois estados A, B:

A ————— B

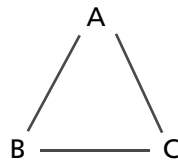
Temos as seguintes possibilidades:



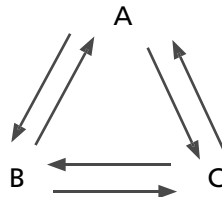
Assim,



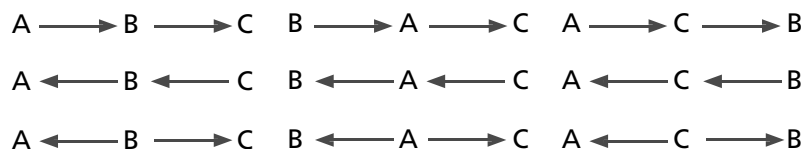
Para caráter com três estados:



Temos as seguintes possibilidades:



ou,





Como determinar qual a condição apomórfica e qual a condição plesiomórfica de um caráter?

A determinação da direção na transformação de um caráter denomina-se **polarização**. Um caráter é dito polarizado quando o estado apomórfico é distinguido do plesiomórfico. Antes do surgimento da Sistemática Filogenética, essa questão havia sido tratada erroneamente. Diversos pesquisadores consideravam que, dos estados encontrados em um determinado grupo, o mais freqüentemente distribuído ou o mais comum era o plesiomórfico ou o mais antigo. Em contrapartida, outros consideravam justamente o oposto, ou seja, o estado mais freqüente ou comum era o apomórfico. Se o estado de um caráter representa uma apomorfia para um determinado grupo de organismos, então este mesmo estado surgiu no ancestral deste grupo. Logo, antes do surgimento deste ancestral o estado existente era o plesiomórfico. Os organismos derivados de ancestrais anteriores ao ancestral do nosso grupo deveriam apresentar o estado plesiomórfico. Por exemplo, se considerarmos o surgimento da coluna vertebral, verificamos que em animais que não pertencem ao grupo dos vertebrados tal condição nunca aparece (**Figura 6.11**).

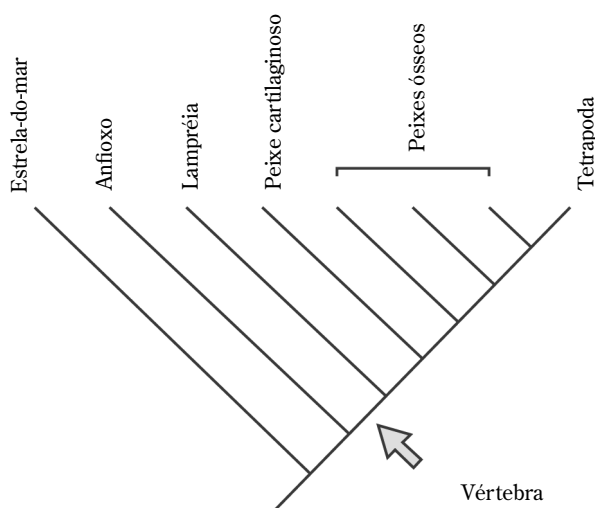


Figura 6.11: Cladograma demonstrando o relacionamento entre Chordata. O ramo grifado indica o surgimento da coluna vertebral.

Como você pôde perceber, o surgimento da Sistemática Filogenética esclareceu definitivamente a questão da polarização dos estados dos caracteres, isto é, como determinar qual o estado plesiomórfico e qual o apomórfico de um caráter.

RESUMO

As semelhanças apresentadas entre organismos, a partir de uma visão comparativa, podem ser interpretadas como resultado da evolução, com os organismos herdando suas características semelhantes de um ancestral comum. Na sistemática tradicional, este agrupamento dos organismos poderia variar de pesquisador para pesquisador em função da escolha de qual carácter similar era mais importante para justificar um determinado agrupamento de organismos, pois diferentes caracteres similares poderiam servir de base para formar grupos diferentes de organismos. Com a proposição da sistemática filogenética por Willi Hennig, o conceito de ancestral-descendente passa a ser incorporado na determinação dos agrupamentos. Passam a ser aceitos somente grupos monofiléticos, os quais só podem ser definidos a partir de sinapomorfias. Portanto, para a reconstrução de uma filogenia é necessário determinar qual é a condição apomórfica e qual é a plesiomórfica. Esta determinação é denominada polarização dos caracteres, sendo um passo fundamental para se reconstruir a história filogenética de um grupo de organismos incorporando a idéia de evolução orgânica.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Nas próximas aulas, continuaremos a ver os métodos de análise de caracteres e como são determinados os estados plesiomórficos e apomórficos de um carácter, isto é, como os estados dos caracteres são polarizados.

Métodos de análise cladística - Parte II

AULA

7

objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer a metodologia cladística.
- Aprender como se determina o estado (apomórfico ou plesiomórfico) de um caráter.
- Conhecer como se estabelece a hipótese acerca do relacionamento filogenético entre grupos.

Pré-requisitos

Aula 3:

Homologia e série de transformação de caracteres.

Aula 4:

Caracteres compartilhados e homoplasias.

Aula 5:

Agrupamentos taxonômicos.

Aula 6:

Métodos de análise cladística - Parte I.



INTRODUÇÃO

Na aula anterior, você viu como os diferentes estados dos caracteres podem ser utilizados para formar grupos de organismos. Foi visto também que a taxonomia tradicional utilizava critérios arbitrários para formação dos agrupamentos e que, algumas vezes, um determinado caráter era preterido em detrimento de outro. Nesses casos, era dado um peso maior para o caráter que se queria utilizar. Como visto na Aula 2 (Biologia Comparada e Escolas Sistemáticas), o lançamento dos fundamentos da Sistemática Filogenética provocou uma revolução no conceito de sistemática, por incorporar a evolução biológica em seu método.

POLARIZAÇÃO DE SÉRIES DE TRANSFORMAÇÃO DE CARACTERES

ONTOGENIA

Desenvolvimento de um indivíduo desde a fecundação até o final de seu ciclo de vida.

Na aula anterior, você viu que até o surgimento da Sistemática Filogenética a questão da polarização dos estados dos caracteres, ou seja, o estabelecimento dos estados apomórfico e plesiomórfico, não havia sido elucidada. Na metodologia cladística, os estados dos caracteres podem ser polarizados através de dois critérios: **ONTOGENIA** e **grupo externo**.

Ontogenia



ERNST HEINRICH HAECKEL

Ver Aula 15 - Origem dos Metazoários.

Muitos pesquisadores acreditam que a embriogenia fornecia evidências acerca da polaridade das modificações evolutivas. **HAECKEL**, em sua famosa Lei Biogenética “**a ontogenia recapitula a filogenia**”, foi o primeiro a supor que as características apresentadas pelos embriões nos estágios iniciais de desenvolvimento representam estados mais primitivos, e que as apresentadas nos estágios finais de desenvolvimento representam estados mais derivados. Em outras palavras, ele acreditava que um animal passava através dos estágios de sua história evolutiva durante seu desenvolvimento ontogenético, e que cada estágio embrionário de um organismo representava o estágio adulto (terminal) de seus ancestrais. Assim sendo, as fendas branquiais observadas nos fetos dos seres humanos seriam de fato as fendas branquiais presentes em nossos ancestrais, os peixes. Isto é, ao longo do tempo, teriam surgido novas características durante a evolução dos peixes, como por exemplo as patas, que com isso formaram novos grupos animais. Se você acompanhar o desenvolvimento embrionário do ser humano, de fato, as patas aparecem após as fendas branquiais (**Figura 7.1**).

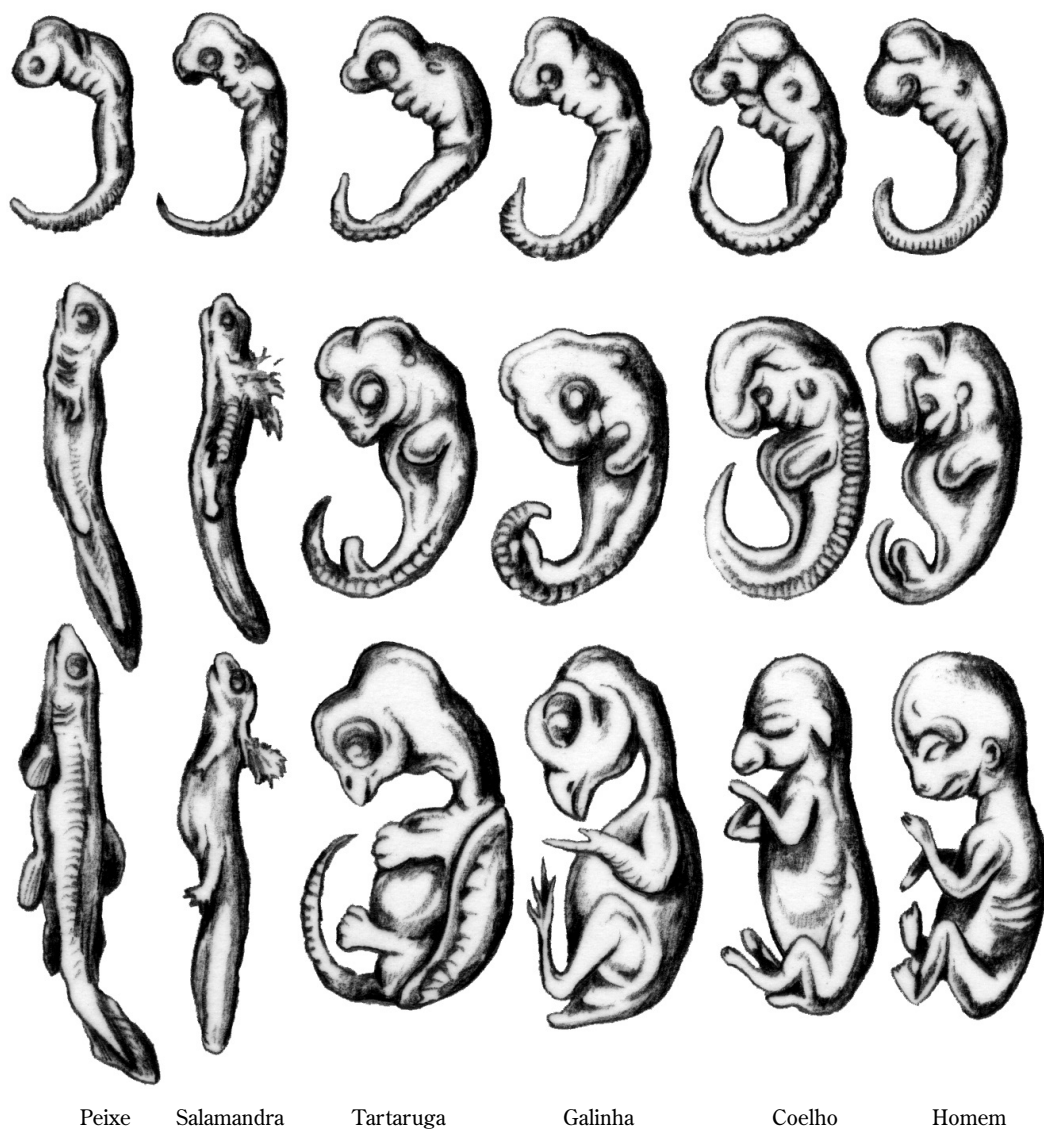


Figura 7.1: Desenvolvimento embrionário de vertebrados segundo Haeckel. A primeira fileira corresponde aos estágios iniciais de desenvolvimento; a segunda corresponde aos estágios intermediários e a terceira, aos estágios finais. (Modificado de Gilbert, 1997.)

Mais tarde, ficou claro que a idéia de que a ontogenia recapitula a filogenia está completamente errada, não sendo ela capaz de explicar a diversidade dos fenômenos observados. Estudos demonstram que estágios específicos do desenvolvimento embriológico podem ser comprimidos ou estendidos, fazendo com que a idéia de recapitulação de formas adultas seja insustentável.



**KARL ERNST VON
BAER
(1792-1876)**

Embriologista alemão que desenvolveu a Embriologia Comparada. Ele estudou ovos e tecido em formação e observou a semelhança entre embriões de animais mais complexos e menos complexos e também os ovos sem casca de mamíferos.

Nessa mesma época, **VON BAER** postulava outra hipótese bem mais próxima daquela que se acredita atualmente – conhecida como **Lei de von Baer**. Segundo von Baer, a ontogenia guarda traços da filogenia, uma vez que o desenvolvimento embrionário das espécies derivadas de um mesmo ancestral possuem características comuns. Para ele, durante o desenvolvimento embrionário, estágios anteriores tendem a ser mais similares entre organismos aparentados do que os posteriores. Dessa forma, o que se repete são traços do desenvolvimento embrionário e não as formas adultas dos ancestrais.

O desenvolvimento ontogenético pode ser utilizado para polarizar os estados de um caráter, contudo, existe uma série de situações que dificulta a utilização desse critério. Durante a ontogenia, alguns estágios podem ser acelerados ou retardados em relação a outros estágios. Estas mudanças de ritmo são denominadas **heterocronia**. O retardamento ou a aceleração do aparecimento de um estágio específico pode levar a diferentes consequências.

O retardamento pode levar à **neotenia**, em que o descendente se parece com a forma juvenil do ancestral. A aceleração pode levar à **progênesis**, em que o desenvolvimento é interrompido mais cedo, fazendo com que a maturação sexual ocorra precocemente.

Grupo-Externo

Como você viu na aula anterior, o estado plesiomórfico de um caráter, em princípio, deveria ser encontrado nos grupos fora do grupo monofilético que apresenta o estado apomórfico. Desse modo, toda vez que quisermos determinar qual dos diferentes estados homólogos encontrados em um grupo supostamente monofilético é o apomórfico, deveremos amostrar outros grupos fora (que não façam parte) do nosso grupo de análise. Esse critério, largamente utilizado para se estabelecer qual o estado primitivo e qual o derivado de um caráter é denominado **grupos-externos**. Observe a **Figura 7.2**.

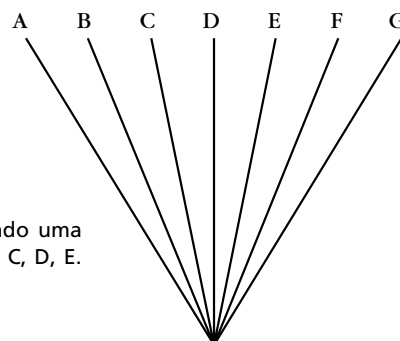


Figura 7.2: Cladograma indicando uma politomia entre os táxons A, B, C, D, E, F e G.

Se nós considerarmos apenas os táxons A, B, C e D como o nosso grupo de análise – **grupo-interno** –, os táxons E, F e G serão considerados **grupos-externos**.

Vários artigos foram dedicados à polarização de séries de transformação pelo critério do grupo externo. Para obter maiores informações, consulte **Amorim (2002)**.

A metodologia de polarização só deve ser empregada antes da análise cladística, tanto para corroborar a hipótese inicial acerca da condição monofilética do grupo-interno quanto para escolher os grupos-externos. A polarização individual de cada caráter antes da realização na análise de parcimônia é desnecessária. Vejamos o que é isso.

Atualmente, o método mais utilizado para gerar hipóteses de relacionamento filogenético é o método numérico denominado **análise de parcimônia**. Inicialmente, a parcimônia foi empregada na Sistemática Filogenética como a forma mais simples ou econômica de escolha entre caracteres incongruentes (conflitantes). A idéia da parcimônia é a de minimizar a ocorrência de homoplasias e maximizar a ocorrência de sinapomorfias. Dessa forma, as hipóteses que apresentam o menor número de passos (eventos de surgimento de apomorfias) seriam mais aceitas do que as hipóteses que apresentam maior número de passos.

Análise de Parcimônia

A partir de meados da década de 1980, o surgimento de programas computacionais de parcimônia facilitou extremamente a tarefa, algumas vezes árdua ou até mesmo impossível de ser realizada manualmente, de busca de árvores (representação gráfica de uma hipótese) mais parcimoniosas. Os programas mais populares são **Hennig86** (para uso exclusivo em IBM PC) e o **PAUP** (desenvolvido para Apple Macintosh e IBM PC). Eles são apenas uma ferramenta para executar parte da análise. As demais etapas devem ser realizadas por quem está realizando a análise.

A análise das relações filogenéticas de um grupo de organismos pode ser dividida em duas etapas:

- a elaboração de uma lista de caracteres (**matriz de dados**, semelhante àquela que você construiu na aula anterior) para análise, incluindo o estabelecimento de homologia;
- a escolha da árvore ótima para esse conjunto de dados.



Então, como inferir uma hipótese de relacionamento filogenético?

ANÁLISE CLADÍSTICA

Após a escolha dos táxons a serem estudados (grupo-interno e grupos-externos), realiza-se um levantamento de caracteres para análise. Nesse levantamento, são selecionados os caracteres que apresentam variações entre os táxons estudados. A análise dos caracteres constitui a etapa mais importante da análise cladística, uma vez que dela depende o seu resultado. Nela é que se estabelece a primeira hipótese de homologia (homologia primária – ver Aula 3) entre os estados dos caracteres compartilhados dos táxons estudados. Nessa etapa, não há nenhuma inferência acerca da polaridade dos estados dos caracteres e nem das relações filogenéticas entre os táxons estudados. Após o levantamento e a análise dos caracteres, eles são codificados, isto é, são atribuídos códigos numéricos (0, 1, 2, 3 ...) para os diferentes estados de uma série de transformação.

Com a finalização de análise e da codificação dos estados dos caracteres, inicia-se a etapa de construção da matriz de dados. Como visto na aula anterior, as matrizes são tabelas compostas por táxons *versus* caracteres.

Tabela 7.1: Táxons versus caracteres.

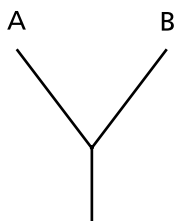
Táxon/Caracteres	1	2	3	4
A				
B				
C				
D				

As células internas de uma matriz são preenchidas com os códigos dados aos diferentes estados de cada caráter, como por exemplo:

Tabela 7.2: Táxons versus caracteres com os estados preenchidos.

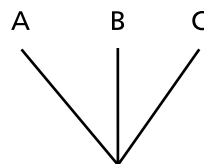
Táxon/Caracteres	1	2	3	4
A	0	0	0	0
B	1	0	0	0
C	1	0	0	0
D	1	1	0	1

As matrizes representam uma forma econômica de organizar e armazenar os dados comparativos, permitindo um rápido acesso para revisões, inclusões ou correções; e podem ser processadas através de programas computacionais.

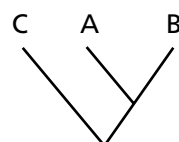
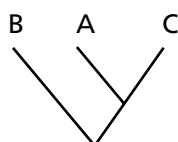
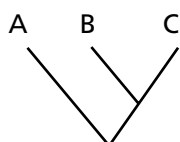


Se considerarmos um grupo monofilético com apenas dois táxons terminais, veremos que só existe uma história evolutiva (filogenia) possível.

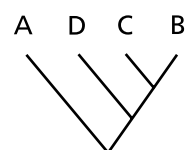
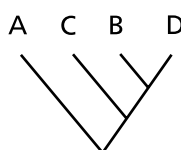
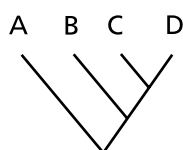
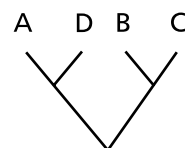
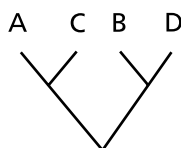
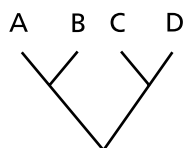
Se o grupo a ser analisado apresentar três táxons terminais, veremos que existem possibilidades de relacionamento entre eles. Nesse caso, eliminando-se a possibilidade do grupo monofilético formado pelos táxons **A + B + C** formar uma politomia, ou seja, que os três táxons tenham derivado simultaneamente de um único ancestral, existem três filogenias possíveis para eles:

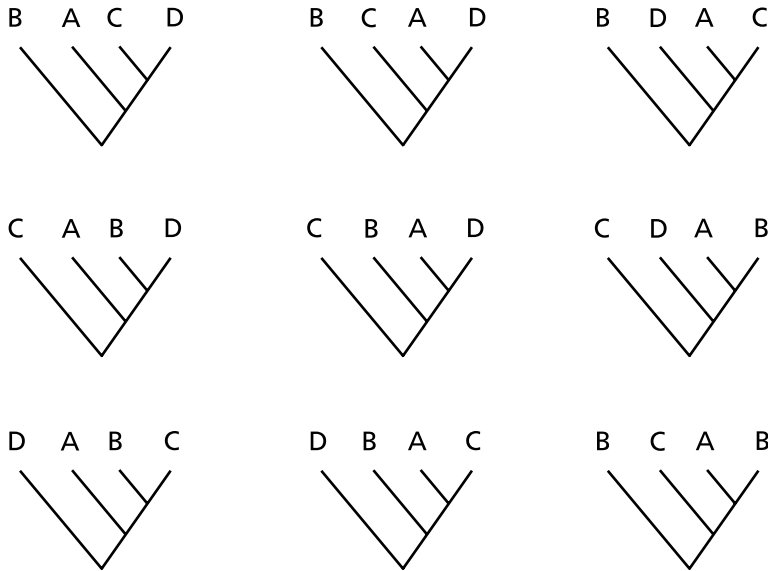


- os táxons **A + B** são grupos-irmãos dentro do grupo monofilético **A + B + C**, isto é, **A + B** descendem de um mesmo ancestral comum que, por sua vez, não é compartilhado com **C**, ou
- **B + C** formam um grupo monofilético, ou
- **A + C** formam um grupo monofilético.



Se aumentarmos para quatro o número de táxons terminais **A + B + C + D**, haverá quinze cladogramas completamente resolvidos.





À medida que se aumenta o número de táxons terminais o número de cladogramas possíveis aumenta rapidamente. Com cinco táxons terminais, o número de cladogramas possíveis passa para 105; com dez táxons terminais, passa para 34.459.425 cladogramas; com vinte táxons terminais teremos 8.200.794.532.637.891.559.375 cladogramas possíveis. Vale a pena lembrar que, de todas as filogenias possíveis, apenas uma filogenia é real, ou seja, existe apenas uma história evolutiva.

O próximo passo da análise é a busca da árvore mais parcimoniosa, isto é, a que apresenta o menor número de passos e que será considerada como a melhor hipótese de relacionamento filogenético (= árvore ótima).

Para uma dada matriz de caracteres, os programas computacionais calculam todas as topologias possíveis, plotam em cada uma delas os estados dos caracteres, calculam o número de passos de cada uma e escolhem a(s) mais parcimoniosa(s). Todo esse processo é realizado sem que os estados dos caracteres tenham sido polarizados. Em seguida, é realizada a polarização dos caracteres. Nessa etapa, os grupos-externos são utilizados para dar sentido à série de transformação, ou seja, para polarização dos estados de cada caráter.

RESUMO

A determinação de qual estado de um caráter é o apomórfico e qual é o plesiomórfico, denominada polarização da série de transformação de caracteres, pode ser efetuada através dos critérios de ontogenia e de grupo-externo. Na polarização por ontogenia, considera-se que as características apresentadas nos estágios iniciais do desenvolvimento são mais primitivas e aquelas nos estágios finais, as mais derivadas. Isto porque a ontogenia guarda traços da filogenia no desenvolvimento embrionário de espécies derivadas de um mesmo ancestral apresentando características comuns. Na polarização por grupo-externo, considera-se que o estado plesiomórfico de um caráter deve ser encontrado nos grupos fora do grupo monofilético que apresenta o estado apomórfico. A análise cladística é iniciada com um levantamento de caracteres e com a construção de uma matriz de dados onde cada estado de um determinado caráter é codificado. A partir desta matriz são construídas árvores ou cladogramas, ou seja, hipóteses de relacionamento filogenético. A escolha entre as diversas hipóteses de relacionamento é efetuada através da análise de parcimônia. Nesta análise, é aceita a hipótese que apresenta o menor número de passos ou surgimento de apomorfias, minimizando a ocorrência de homoplasias.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Nas próximas aulas, continuaremos a ver os métodos de análise de caracteres, como os cladogramas são construídos e quais as informações que eles contêm.

Métodos de análise cladística – Parte III

AULA 8

objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer a metodologia cladística.
- Aprender como se determina o estado (apomórfico ou plesiomórfico) de um caráter.
- Conhecer como se estabelece a hipótese acerca do relacionamento filogenético entre grupos.

Pré-requisitos

Aula 3:

Homologia e série de transformação de caracteres.

Aula 4:

Caracteres compartilhados e homoplasias.

Aula 5:

Agrupamentos taxonômicos.

Aula 6:

Métodos de análise cladística – Parte I.

Aula 7:

Métodos de análise cladística – Parte II.



INTRODUÇÃO

Nas duas aulas anteriores, você viu como erigir agrupamentos taxonômicos a partir de diferentes estados dos caracteres, tanto através de critérios arbitrários quanto através de uma metodologia consistente de polarização de caracteres. Foram vistos também quais os procedimentos para se buscar as árvores mais parcimoniosas. Vejamos agora alguns exercícios para a construção de cladogramas, quais as informações contidas neles e quais as consequências de uma hipótese primária de homologia não ser comprovada pela análise.

CONSTRUÇÃO DE CLADOGRAMA

A construção de um cladograma a partir de uma matriz de caracteres com poucos táxons e poucos caracteres não é tão difícil. Vejamos a seguinte matriz:

Quadro 8.1: Matriz de caracteres.

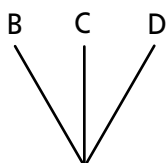
Táxon / Caracteres	1	2	3	4
A	0	0	0	0
B	1	0	0	0
C	1	1	1	0
D	1	1	0	1

Consideremos como o nosso grupo-interno de análise os táxons **B + C + D** e o táxon **A** como grupo-externo. Como você viu na aula anterior, para três táxons terminais existem 3 árvores possíveis. Observando os caracteres dos táxons **B + C + D**, veremos que:

- o caráter 1 apresenta o mesmo estado para todos os três táxons;
- o caráter 2 apresenta o mesmo estado codificado como 0 para o táxon **B** e o estado codificado como 1 para os táxons **C + D**;
- no caráter 3, o estado 0 ocorre em **B** e **D** e o estado 1, em **C**;
- no caráter 4, o estado 0 é encontrado em **B** e **C** e o estado 1, em **D**.

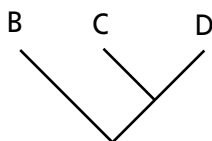
Analisar os dados da matriz e, em uma folha de papel, tente formar grupos, utilizando a similaridade apresentada pelos táxons do nosso grupo-interno.

Observando a matriz, é possível constatar que o caráter 1 ocorre nos táxons **B + C + D** e que apenas ele não apresenta variação entre os táxons do nosso grupo-interno. Logo, ele não é elucidativo para as relações entre os táxons.

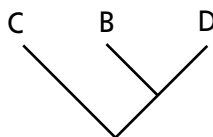


Os demais caracteres apresentam variações entre os táxons e cada um deles pode ser utilizado para propor agrupamentos diferentes, tais como:

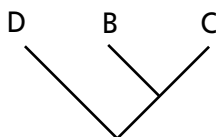
- o caráter 2 agrupa os táxons **C + D**, com base no estado codificado como 1;



- o estado codificado como 0, do caráter 3, agrupa os táxons **B + D**;

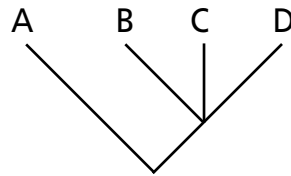


- o estado codificado como 0, do caráter 4, agrupa os táxons **B + C**.

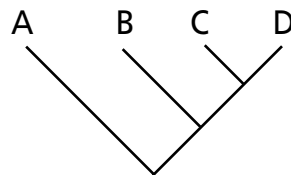


Note que as três hipóteses apresentam apenas um caráter que as sustentam. Isso significa que elas têm o mesmo número de passos. Pelos métodos não cladísticos de agrupamento de táxons, qualquer uma destas possibilidades poderia ser aceita, dependendo única e exclusivamente do pesquisador que as gerou. Pelo método cladístico, é necessário incluir grupos-externos na análise para que os caracteres possam ser polarizados.

Observando a matriz, verificamos que nosso grupo-externo (táxon A, como inferido anteriormente) apresenta o estado 0 para todos os caracteres. Como visto na aula anterior, o critério de comparação com grupo-externo preconiza que o estado dos caracteres encontrado nos grupos-externos deve ser plesiomórfico em relação aos estados encontrados nos táxons de nosso grupo-interno. Dessa forma, percebemos que o caráter 1 corrobora a hipótese de monofiletismo do nosso grupo-interno, uma vez que somente os táxons B + C + D os possuem.



Para a Sistemática Filogenética, os estados plesiomórficos não podem ser utilizados para reunir táxons monofiléticos e, em sendo assim, os caracteres 3 e 4 não têm utilidade para propor agrupamentos. Os estados apomórficos de cada um desses caracteres ocorre isoladamente em apenas um táxon; caráter 3 no táxon C e caráter 4 no táxon D, e eles somente podem ser utilizados para sustentar sua condição monofilética. Então, agora, resta-nos unicamente o estado apomórfico do caráter 2, o qual reunirá os táxons C + D em um agrupamento monofilético dentro do agrupamento mais abrangente que inclui B + C + D.

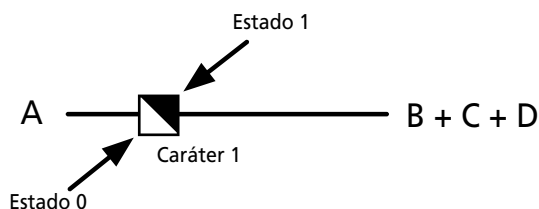


Como citado anteriormente, os programas computacionais calculam as árvores mais parcimoniosas antes da polarização dos caracteres. A partir de nossa matriz também é possível gerar um diagrama não enraizado (diagrama gerado sem qualquer inferência acerca da polaridade dos caracteres). Por exemplo, vejamos a distribuição do **caráter 1**:

Quadro 8.2: Matriz de caracteres com destaque para o caráter 1.

Táxon / Caracteres	1	2	3	4
A	0	0	0	0
B	1	0	0	0
C	1	1	1	0
D	1	1	0	1

Ele apresenta variação entre os táxons **A** e o grupo formado pelos táxons **B + C + D**. Essa variação pode ser representada da seguinte forma:



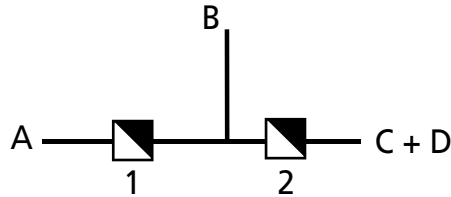
O quadrado representa o caráter, sua área vazada indica em que sentido se encontra o estado 0 e a área preenchida, o sentido do estado 1. Observando a representação, você percebe que a parte vazada (estado 0) está voltada para o táxon **A** e a parte preenchida está voltada para os táxons **B + C + D**, indicando que eles apresentam o estado 1.

Vejamos agora o **caráter 2**.

Quadro 8.3: Matriz de caracteres com destaque para o caráter 2.

Táxon / Caracteres	1	2	3	4
A	0	0	0	0
B	1	0	0	0
C	1	1	1	0
D	1	1	0	1

Como podemos perceber, ele divide os táxons em dois grupos: um formado por **A + B** e outro formado por **C + D**. Incluindo essa informação na nossa representação gráfica, temos:



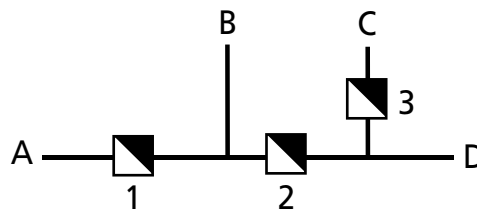
Seguindo o mesmo raciocínio, o estado 0 está voltado para a esquerda, indicando que os táxons **A + B** o apresentam, e o estado 1 ocorre em **C + D**.

Vejamos agora o **caráter 3**:

Quadro 8.4: Matriz de caracteres com destaque para o caráter 3.

Táxon / Caracteres	1	2	3	4
A	0	0	0	0
B	1	0	0	0
C	1	1	1	0
D	1	1	0	1

Esse caráter apresenta seu estado 0 em **A + B + D** e o estado 1 em **C**. Incluindo essa informação na nossa representação gráfica, temos:



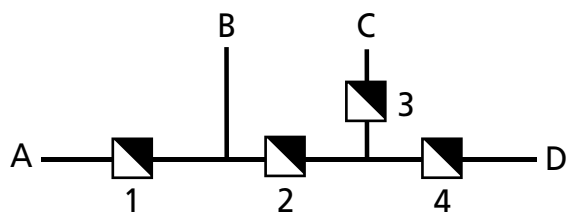
Agora, note que o estado 0 está voltado para baixo, para os ramos **A + B + D**, e o estado 1 ocorre somente em **C**.

Vejam os por fim o caráter 4:

Quadro 8.5 Matriz de caracteres com destaque para o caráter 4:

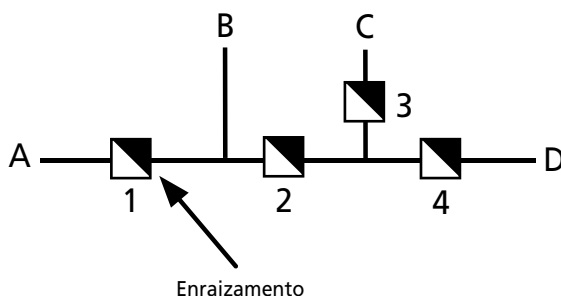
Táxon / Caracteres	1	2	3	4
A	0	0	0	0
B	1	0	0	0
C	1	1	1	0
D	1	1	0	1

O estado 0 desse caráter ocorre em A + B + C e o estado 1 em D. Então, nossa representação gráfica ficará da seguinte forma:

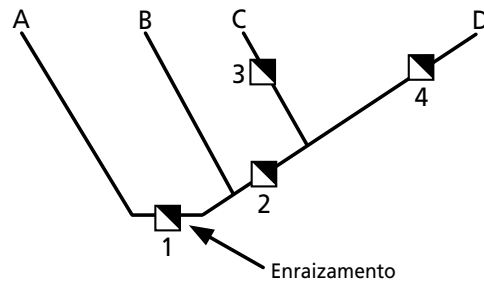


Como você pode ver, os ramos que se ligam à parte vazada (A + B + C) apresentam o estado 0, e o que se liga à parte cheia (D) apresenta o estado 1.

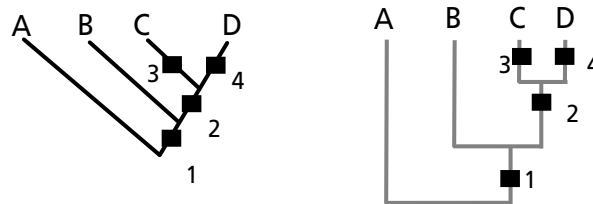
Com a árvore não enraizada mais parcimoniosa construída, efetua-se o seu enraizamento. Será selecionado o ramo em que o grupo-externo se liga aos demais.



Ao se fixar o ponto de enraizamento na árvore, podemos então polarizar os caracteres pelo critério do **grupo-externo**. Agora podemos representar nossa hipótese em forma de cladograma e, para tal, é só girar os ramos para cima a partir do ponto de enraizamento.

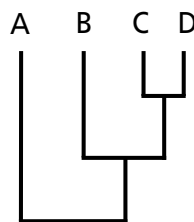


Em um cladograma estão representados apenas os estados apomórficos dos caracteres (quadriláteros preenchidos) e em que ponto eles surgirão. Então, teremos:



INFORMAÇÕES CONTIDAS NOS CLADOGRAMAS

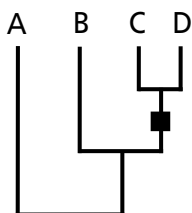
Os cladogramas são representações gráficas correspondentes a uma hipótese de relacionamento genealógico entre táxons terminais (A, B, C, D) e suas conexões históricas.



A conexão entre dois ou mais táxons representa a idéia de que esses táxons têm uma história evolutiva comum e exclusiva, isto é, que compartilham um ancestral comum a eles e exclusivo deles. Diferentemente do que ocorre em outras árvores filogenéticas, nos cladogramas, esses ramos correspondem a ancestrais hipotéticos e, assim, nunca indicam que um táxon terminal é ancestral de outro. O cladograma sempre conecta espécies ou táxons supra-específicos (ver aulas de classificação zoológica e taxonômica) denominados **táxons terminais**.

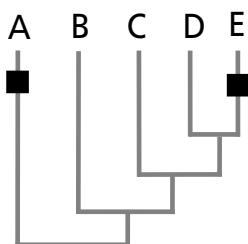
Em um cladograma também encontramos informações sobre os caracteres e sua história evolutiva.

O ramo em que for plotado um determinado caráter representa o ponto de surgimento do seu estado apomórfico. Representa também que todos os táxons unidos por esse ramo devem apresentar esse estado apomórfico, salvo possíveis reversões (retorno ao estado plesiomórfico) durante sua história evolutiva.

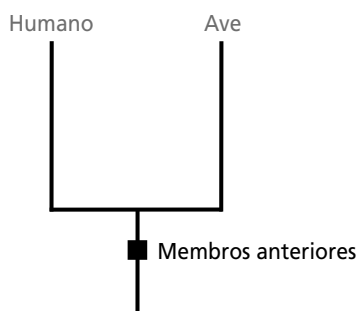


TESTANDO HOMOLOGIAS PRIMÁRIAS

Na etapa de levantamento e codificação de caracteres, são postuladas hipóteses de homologia primária. Se elas forem corroboradas pela análise de parcimônia, serão denominadas **homologias secundárias**. Contudo, se as homologias primárias postuladas se tornarem incongruentes, elas se tornarão **homoplasias**.



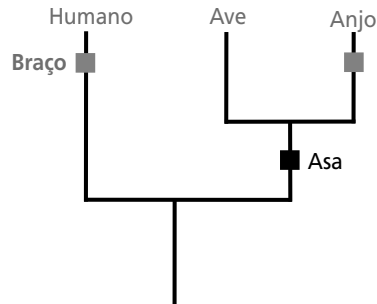
Para ilustrar melhor, vejamos o seguinte exemplo: postula-se que os membros superiores sejam uma sinapomorfia de todos os tetrápodes e que tanto os braços dos seres humanos quanto as asas das aves seriam modificações desses membros. Nesse caso, teríamos a seguinte representação:



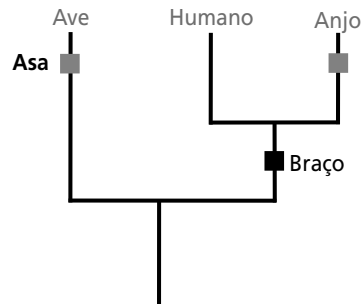
Agora, imagine se nós conseguíssemos capturar um anjo.

Ih! Certamente, Deus não gostaria de nada disso. Contudo, como sempre praticamos heresias e crueldades, deixemos a ira divina de lado e voltemos ao nosso exemplo.

De posse do anjo, rapidamente perceberíamos que ele possui tanto braços quanto asas e que as duas estruturas são distintas. Se nós incluirmos o anjo na análise, teremos como resultados:



ou



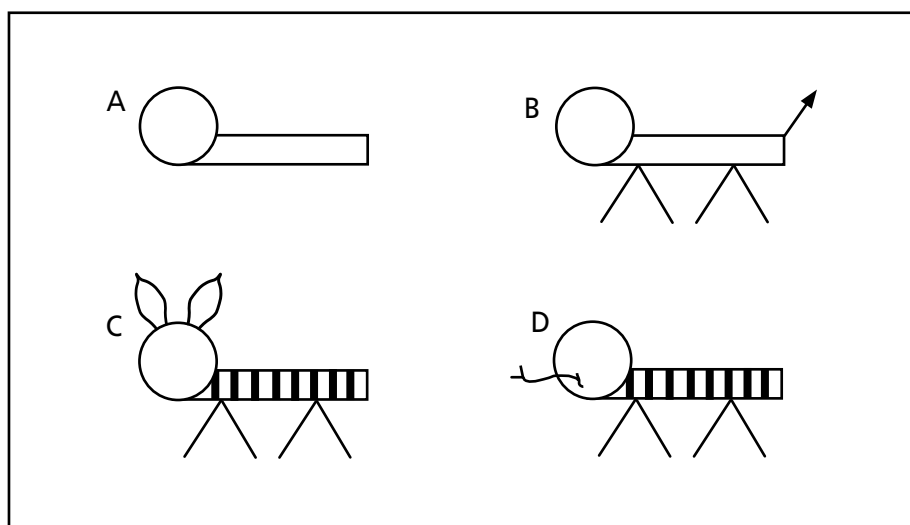
Como você pode perceber, na primeira hipótese, a asa representa uma sinapomorfia que sustenta a condição monofilética do agrupamento formado por **ave + anjo**, e o braço passa a ser uma homoplasia; na segunda hipótese ocorre o contrário, o braço representa uma sinapomorfia que sustenta o grupo **humano + anjo** e a asa torna-se homoplástica. Através dessa análise, testamos a congruência de nossa hipótese de homologia entre a asa das aves e o braço dos seres humanos.

RESUMO

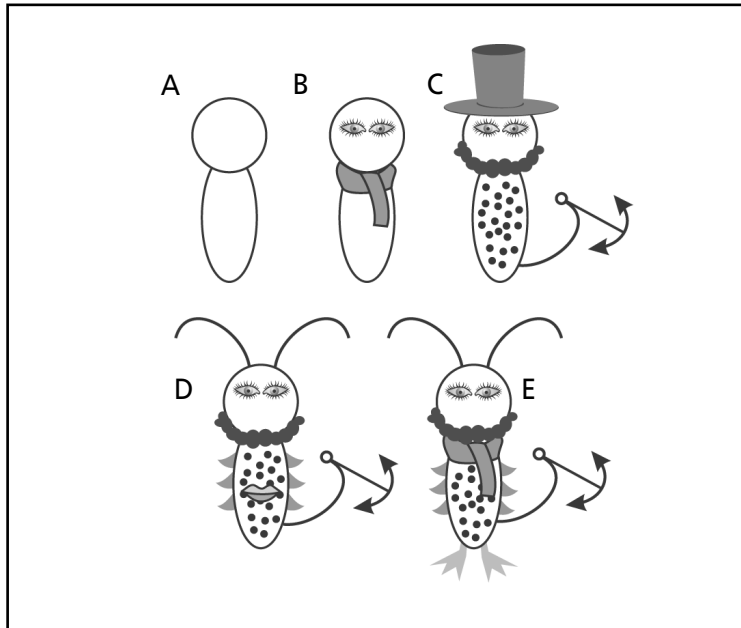
Na construção de cladogramas em uma análise filogenética, a partir de uma matriz de caracteres, só são considerados os estados apomórficos. Os estados apomórficos e plesiomórficos são definidos pela condição encontrada no grupo externo que é a plesiomórfica. Com a construção do cladograma, podem-se estabelecer hipóteses de relacionamento. Dois ou mais táxons reunidos indicam que eles têm um ancestral comum exclusivo. O cladograma também fornece informações sobre os caracteres e sua história evolutiva, indicando em qual ponto surgiu o estado apomórfico e quais táxons apresentam este estado do caráter. Na etapa inicial de codificação de dados são postuladas hipóteses de homologias primárias; se estas forem comprovadas através da análise de parcimônia, serão denominadas homologias secundárias. Caso não sejam comprovadas, isto é, haja incongruência com a matriz inicial, estas se tornarão homoplasias.

EXERCÍCIOS AVALIATIVOS

Faça uma análise cladística dos organismos abaixo. Inicie com um levantamento dos caracteres que variam entre eles (os estados); codifique os caracteres e monte uma matriz de caracteres; utilizando o organismo A como grupo-externo, tente construir o cladograma mais parcimonioso.



Agora, faça o mesmo procedimento para os seguintes organismos. Utilize, também, o táxon A como grupo-externo.



INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Você verá como a diversidade biológica é organizada ou agrupada em classes, uma das principais atividades da sistemática. Serão apresentadas as primeiras noções sobre Sistemática ou Taxonomia Animal.

Classificação zoológica e taxonômica – Parte I

AULA 9

objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Definir a sistemática e a taxonomia e sua área de atuação.
- Conhecer os conceitos básicos sobre nomenclatura zoológica.

Pré-requisito

Aula 5:
Agrupamentos taxonômicos.



INTRODUÇÃO

TAXONOMIA

Do grego *taxis* = classificação, ordenação + *nómos* = regra, lei + *ia* = estado, propriedade. O termo Taxionomia seria mais correto.

SISTEMÁTICA

Feminino substantivado do adjetivo sistemático, derivado do grego *systematikós*, pelo latim *systematicu*.

A Sistemática é a ciência da biodiversidade, ou seja, é a área da biologia que agrupa todo o conhecimento sobre os organismos vivos (sua diversidade e todas as relações entre eles). Uma das atividades da sistemática é classificar a diversidade biológica. Nesta aula, você terá as primeiras noções sobre **SISTEMÁTICA** ou **TAXONOMIA ANIMAL** e noções básicas acerca de **nomenclatura zoológica**.

TAXONOMIA OU SISTEMÁTICA?

Para alguns autores, existem certas diferenças entre **taxonomia** e **sistemática**. Segundo eles, a **taxonomia** é empírica e descritiva, acumulando informação e gerando as primeiras hipóteses explicativas acerca da classificação dos organismos, enquanto a **sistemática** é uma ciência de síntese, de abstração de conceitos e de teorias explicativas dos fenômenos observados.

Taxonomia

Criado por De Candolle, em 1813, o termo taxonomia já recebeu, dentre outras, as seguintes definições:

- estudo teórico da classificação, incluindo as suas bases, princípios, procedimentos e regras;
- teoria e prática da classificação;
- ciência da classificação, envolvendo a teoria e a prática da classificação.

Mas quase todas essas definições tinham como objetivos:

- **classificar** (ordenação) e
- **nomear** (nomenclatura – de acordo com o Código Internacional da Nomenclatura Zoológica e Comissão Internacional).



CAROLUS LINNAEUS

(forma latinizada por ele próprio). Carl (Karl) Linné (1707-1778) – Botânico sueco conhecido como o pai da Taxonomia. Seu sistema para nomear (sistema binominal de nomenclatura), ordenar e classificar os organismos é utilizado até hoje, com modificações. Foi professor de botânica, área pela qual demonstrou um profundo fascínio desde muito cedo, embora tenha exercido a medicina, chegando a ser médico da Família Real Sueca. Durante seus estudos, dedicou-se a colecionar plantas e, em 1735, publicou a primeira edição do *Sistema naturae*. Em 1761, recebeu o título de nobreza, passando a ser chamado de Carl (Karl) von Linné.

Sistemática

Os primeiros naturalistas empregavam o termo sistemática ao se referirem aos sistemas de classificação dos organismos. Por exemplo, já em 1735, o naturalista **CAROLUS LINNAEUS** o aplicou à sua obra “*Systema naturae*”. Desde então, a sistemática tem sido definida como:

- o estudo da diversidade dos organismos e das relações (no sentido de interações biológicas e não filogenéticas) entre eles;
- a ciência da diversidade dos organismos;
- a Taxonomia que inclui as interações biológicas (sistemas reprodutivos e genéticos, processos filogenéticos e evolutivos, biogeografia e **SINECOLOGIA**) ou
- a ciência da Biodiversidade.

SINECOLOGIA

Subárea da Ecologia que analisa as relações entre os indivíduos pertencentes às diversas espécies de um grupo e o meio em que vivem.

Sistemática como sinônimo de Taxonomia

Da mesma forma como é apresentado nesta disciplina (ver Aula 2 – Biologia Comparada e Escolas Sistemáticas), alguns autores consideram a **taxonomia** e a **sistemática** áreas idênticas. Para **STEPHEN GOULD**, a taxonomia é menosprezada com frequência como se fora uma forma “glorificada” de arquivar. Porém, em realidade, trata-se de uma ciência fundamental e dinâmica, dedicada a explorar as causas das relações e similaridades entre organismos. As classificações são teorias acerca da base da ordem natural e não tediosos catálogos compilados com o único fim de evitar o caos.

Nesse sentido, a sistemática é a área da biologia que estuda a diversidade dos organismos, descrevendo-os, definindo suas áreas de distribuição geográfica, estabelecendo suas relações biológicas e filogenéticas e propondo classificações.



STEPHEN JAY GOULD (1941-2002)

Paleontólogo, foi professor de Geologia e Zoologia na Universidade de Harvard. Participou de debates cruciais em ciências biológicas e geológicas, particularmente com respeito à teoria de evolução neodarwinista, à interpretação de evidência fóssil, e ao significado de diversidade em biologia. Embora seja autor de artigos e livros direcionados a leitores com um nível relativamente alto, tornou-se um interlocutor popular das ciências.

Com o atual empobrecimento da biodiversidade, em grande parte resultado de atividades antrópicas, tem aumentado progressivamente o interesse por essa área, nos últimos anos. Recentemente, a comunidade científica propôs um programa global para o conhecimento e a conservação da biodiversidade, denominado “Systematics – Agenda 2000” (Figura 9.1). Este programa pretende:

- descobrir, descrever e inventariar a diversidade biológica (Quais as espécies existentes? Quais suas características? Onde ocorrem?); analisar as informações propondo uma classificação que reflita a história evolutiva da vida (Como as espécies se relacionam?) e
- organizar essas informações, visando a servir melhor à ciência e à sociedade.

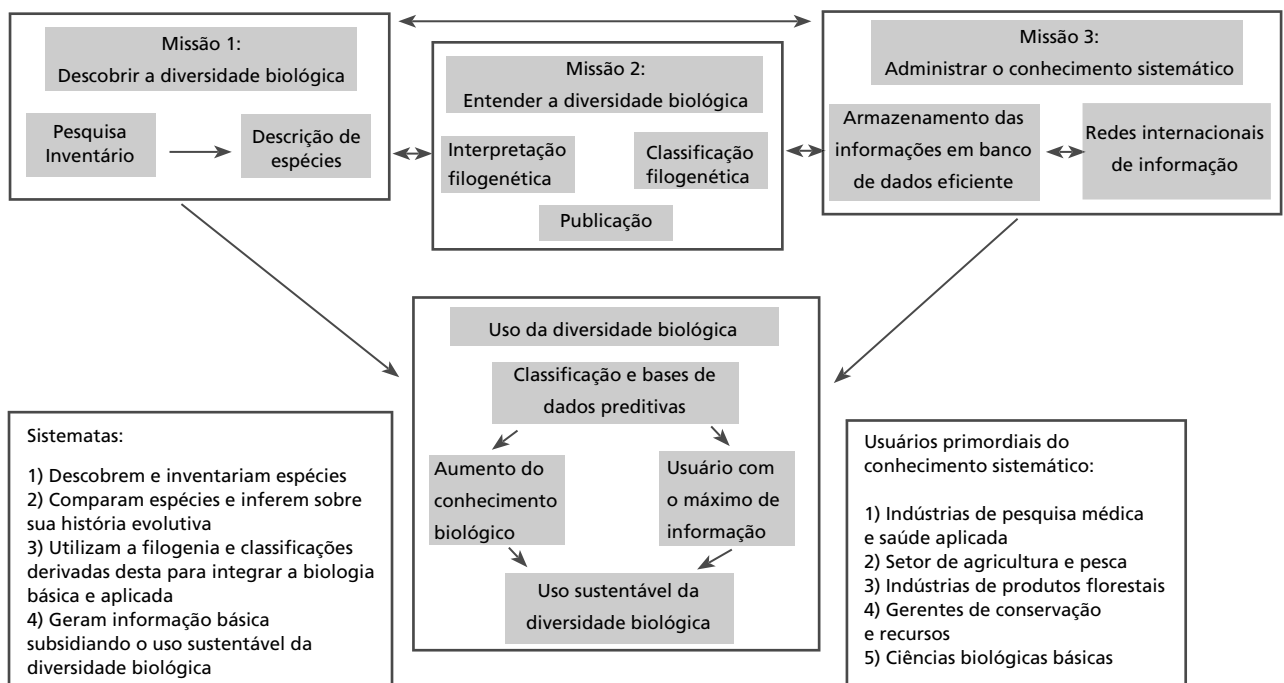


Figura 9.1: Organograma de apresentação do programa – Systematics Agenda 2000.

NOMENCLATURA

Como visto anteriormente, a nomeação da biodiversidade é, também, um dos objetivos da sistemática. Diversos organismos são batizados pela população com nomes que são denominados **populares** ou **vulgares** pela comunidade científica.

Esses nomes podem designar um conjunto muito amplo de organismos, incluindo, algumas vezes, até grupos não aparentados (não relacionados filogeneticamente). Veja a seguir alguns exemplos:

■ Muitas pessoas chamam de insetos os próprios **insetos** (Insecta), muitas aranhas e ácaros (Arachnida) e até ratos (Mammalia).

■ Muitas vezes, são chamados de **vermes** os animais de aspecto repugnante, como minhocas, insetos, aranhas, animais parasitas etc.

■ O nome barata aplica-se a todas as baratas, mas, em um sentido mais amplo, aplica-se também a alguns besouros ou mesmo crustáceos.

Por outro lado, um nome popular pode ser restrito a uma única espécie, como por exemplo (Figura 9.2):

■ Lobo-guará é um dos nomes populares que designa apenas o nosso lobo *Chrysocyon brachyurus*.

■ Acará-bandeira é o nome popular dado somente ao peixe amazônico *Pterophyllum scalare*, um dos mais populares entre os aquaríofistas.

■ Arlequim da mata é o nome dado apenas aos besouros serra-paus da espécie *Acrocinus longimanus*.

■ Mosca doméstica designa apenas as moscas da espécie *Musca domestica*.

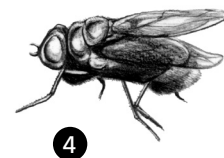
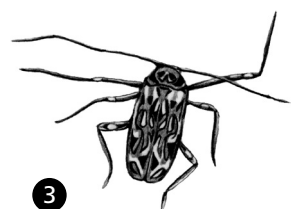
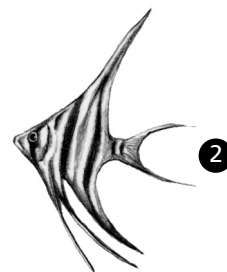


Figura 9.2:
1 - lobo-guará, 2 - acará-bandeira,
3 - arlequim da mata, 4 - mosca doméstica.

O mesmo nome popular pode ser aplicado a diferentes espécies, como por exemplo (Figura 9.3):

■ Melro, na América do Sul, aplica-se ao *Gnorimopsar chopi* (Emberizidae) e, na Europa, ao *Turdus merula* (Muscicapidae).

■ Uirapuru designa os pássaros *Chiroxiphia pareola* (Pipridae), *Pipra erythrocephala* (Pipridae) e *Cyphorhinus aradus* (Troglodytidae).



Figura 9.3: Melro, uirapuru.



Em contrapartida, o mesmo grupo animal pode apresentar vários nomes, como por exemplo (Figura 9.4):

■ A onça-pintada *Panthera onca* é chamada ainda de acanguçu, canguçu, jaguar, jaguarapinima, jaguaretê, onça, pintada.

■ Os insetos da ordem **Odonata** são chamados de canzil, cavaleiro-de-judeu, cavaleiro-do-diabo, cavaleiro-de-judeu, cavaleiro-judeu, donzelinha, jaca, lava-bunda, lavadeira, lavadeira, libelinha, libélula, odonato, macaquinho-de-bambá, pito, zig-zag etc.

■ As formigas operárias do gênero *Atta* são chamadas de cabeçuda, caçapó, formiga-cabeçuda, formiga-carregadeira, formiga-cortadeira, formiga-de-mandioca, formiga-de-roça, maniuara, roceira, saúva. As fêmeas aladas de *Atta* são chamadas de içá e tanajura e seus machos de bitu, cabitu, escumana, içabitu, sabitu, savitu e vitu.

■ As aves da espécie *Troglodytes musculus* (Troglodytidae) são chamadas de cambaxirra, corruíra, camachilra, carriça, garriça, garrixa, garrinxa, catipurui (indígena), rouxinol, Barattenvogel (pelos colonos alemães de Santa Catarina) e ratinho.

■ Os pássaros *Chiroxiphia pareola* (Pipridae), *Pipra erythrocephala* (Pipridae) e *Cyphorhinus aradus* (Troglodytidae) podem ser chamados de uirapuru, irapuru, guirapuru, arapuru, irapurá, tangará, rendeira, pássaro-de-fandango ou realejo.

■ O mamífero *Chrysocyon brachyurus* é chamado de lobo-guará, guará, lobo-de-crina, lobo-vermelho, aguará, aguaraçu e jaguaperi.

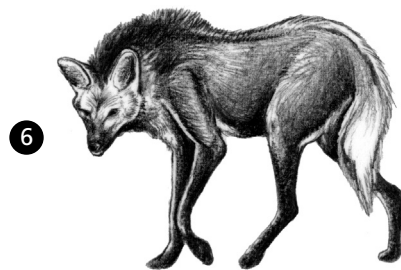
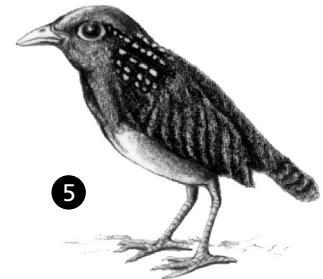
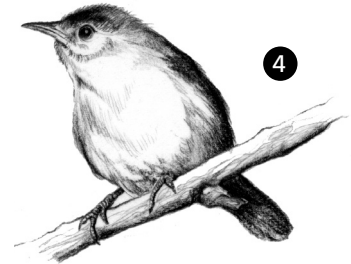
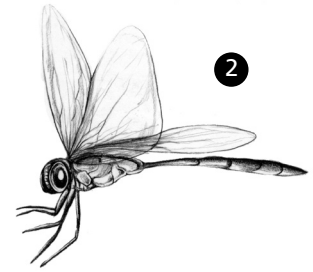


Figura 9.4: (1) onça-pintada; (2) libélula; (3) saúva; (4) cambaxirra; (5) uirapuru; (6) lobo-guará.

Você ainda deve observar que os nomes podem ser regionais, isto é, o mesmo animal pode apresentar nomes diferentes para cada região, tais como:

- O crustáceo de praia *Emerita brasiliensis* é denominado tatuí, no Rio de Janeiro, e tatuíra, nos Estados de São Paulo e Paraná.
- O peixe *Mugil* é popularmente conhecido como parati, no Sul do Brasil, e como tainha no Nordeste.

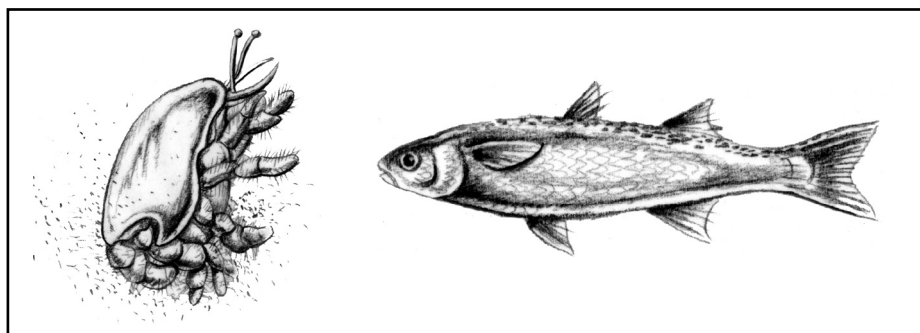


Figura 9.5: Tatuí, parati.

Alguns sistemas nomenclatórios populares utilizam um sistema binominal, tais como:

- Os mamíferos tamanduá-bandeira, tamanduá-mirim, tatu-bola, tatu-canastra e tatu-verdadeiro.
- As aves arara-azul, arara-canindé, arara-vermelha, urubucaçador, urubu-comum e urubu-rei.
- As cobras venenosas jararaca-ilhoa, jararaca-pintada, jararaca-preta, jararaca-verdadeira e jararaca-verde.
- Os peixes pescada-banana, pescada-branca, pescada-cachorro, pescada-foguete, pescada-marmota, pescada-polacha e pescada-preta.



Você pôde perceber, através dos exemplos citados acima, que a nomenclatura popular varia bastante, apesar de o povo brasileiro falar apenas um idioma (com exceção dos idiomas indígenas). Tente imaginar agora toda essa variabilidade nomenclatória nos inúmeros idiomas e dialetos falados pelos humanos. Agora ficou fácil compreender que, se a nomenclatura popular fosse utilizada pelos pesquisadores, a comunicação entre a comunidade científica se tornaria impossível.

Para a ciência, os organismos são batizados com outros nomes, denominados **nomes científicos**. Os Códigos Internacionais de Nomenclatura foram elaborados com a finalidade de permitir a comunicação entre a comunidade científica. Os seguintes códigos regulamentam a nomenclatura científica biológica:

■ **Código Internacional de Nomenclatura Zoológica** (*International Code of Zoological Nomenclature*).

■ **Código Internacional de Nomenclatura Botânica** (*International Code of Botanical Nomenclature*).

■ **Código Internacional de Nomenclatura para Plantas Cultivadas** (*International Code of Nomenclature for Cultivated Plants*).

■ **Código Internacional de Nomenclatura Bacteriana** (*International Code of Nomenclature of Bacteria*).

■ **Código Internacional de Classificação e Nomenclatura de Vírus** (*International Code of Virus Classification and Nomenclature*).

O sistema pelo qual os nomes científicos são compostos e aplicados a cada unidade taxonômica animal, existentes na natureza ou extintos, é denominado **nomenclatura zoológica**. Para reger esse sistema foi elaborado, em 1961, o **Código Internacional de Nomenclatura Zoológica** que, atualmente, encontra-se em sua quarta edição, publicada em 2000. Ele é um documento adotado pela comunidade zoológica internacional. O objetivo do **código** é promover a estabilidade e a máxima universalidade dos nomes científicos dos animais e assegurar que o nome de cada táxon seja único e distinto. Dessa forma, o nome correto de um táxon:



O que é espécie? Responder a esta questão, aparentemente, é bastante simples para as pessoas comuns, mas a Biologia ainda não conseguiu encontrar uma resposta satisfatória para ela.

- não deve ser modificado injustificadamente;
- é válido em qualquer parte do mundo;
- deve ser um único nome válido;
- deve corresponder a um único táxon (existem exceções em categorias superiores: domínio, reino, classe, ordem etc.).

A criação do **código** não cerceou a liberdade de pensamento do zoólogo, uma vez que não importa qual o conceito de espécie ou subespécie adotado por ele. O zoólogo deve observar, estudar, fazer experiências e tirar suas conclusões. Qualquer que seja o conceito adotado, se ele disser que um determinado táxon é uma espécie, o **código** regulamenta apenas a forma de nomeá-la.



Portanto, a Zoologia se ocupa dos animais, e a Nomenclatura, de seus nomes.

Em termos nomenclatórios, espécie é, geralmente, o táxon (ou grupo taxonômico) de nível mais baixo utilizado nas classificações. De acordo com **Mayr**, “a espécie-táxon é um objeto natural reconhecido e definido pelos taxonomistas e a espécie-categoria é o lugar, em uma classificação, dado à espécie-táxon”.

Para que você possa entender melhor o significado da nomenclatura zoológica, é importante examinar os conceitos de **táxon** e **categoria**.

Táxon

Táxon é um determinado grupo de organismos, com base em uma definição. Cada um dos nomes citados a seguir são nomes dados aos táxons:

- Animalia, Chordata, Mammalia, Carnivora, Felidae, *Panthera*, *Panthera onca* (onça-pintada);
- Animalia, Chordata, Mammalia, Perissodactyla, Tapiridae, *Tapirus*, *Tapirus terrestris* (anta);
- Animalia, Arthropoda, Insecta, Hymenoptera, Apidae, *Apis*, *Apis mellifera* (abelha produtora de mel);
- Animalia, Platyhelminthes, Trematoda, Strigeatida, Schistosomatidae, *Schistosoma*, *Schistosoma mansoni* (esquistossoma ou xistossomo, causador da esquistossomose, barriga-d’água, mal-do-caramujo ou xistose).

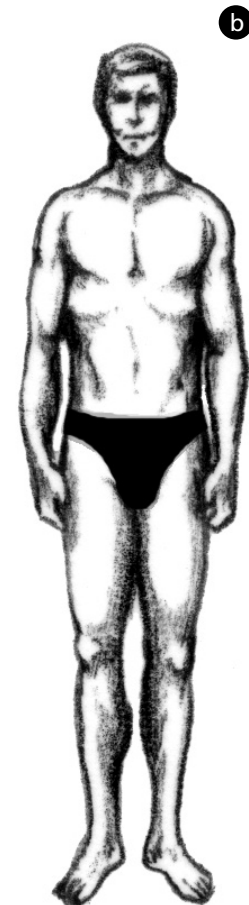
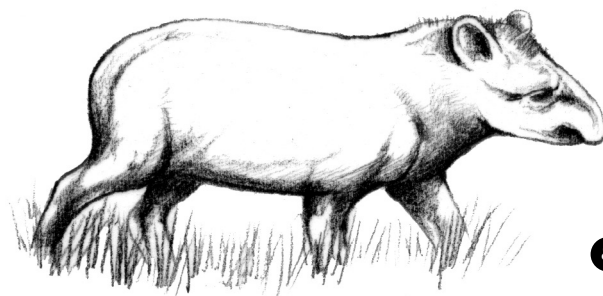
Categoria

Categoria taxonômica é um determinado nível hierárquico no qual certos táxons são classificados. São categorias taxonômicas: domínio, reino, filo, coorte, classe, ordem, falange, seção, família, tribo, gênero, espécie, bem como outras categorias suplementares necessárias. A cada uma das categorias, até seção, pode-se, ainda, acrescentar os prefixos **super**, **sub** e/ou **infra**, criando novas subdivisões, como por exemplo: superfilo, subfilo, superclasse, subclasse, infraclasse, superordem, subordem, infraordem. Às categorias família, tribo, gênero e espécies, pode-se acrescentar os prefixos **super** e/ou **sub**, gerando novas subdivisões, como, por exemplo, superfamília, supertribo, subgênero, subespécie etc. Vários táxons que você conhece representam estas categorias taxonômicas, como, por exemplo:

■ Arthropoda (artrópodes), Chordata (cordados), Mollusca (moluscos), Porifera (esponjas do mar) representam a categoria **filo** e Vertebrata (vertebrados), a categoria **subfilo**.

■ Mammalia (mamíferos), Aves (aves e pássaros), Amphibia (pererecas, rãs, salamandras e sapos), Insecta (insetos), Arachnida (aranhas, ácaros, escorpiões etc.), Gastropoda (caracóis, caramujos e lesmas) são táxons tradicionalmente incluídos na categoria **classe**.

■ *Homo sapiens* (homem), *Panthera onca*, *Tapirus terrestris* (anta sul-americana *Harpia hapyja*) (hárpia ou gavião-real), *Anodorhynchus hyacinthinus* (arara-azul), *Boa constrictor* (jibóia), *Apis mellifera*, *Taenia solium* (solitária do porco) (Figura 9.6) são táxons incluídos na categoria **espécie**.



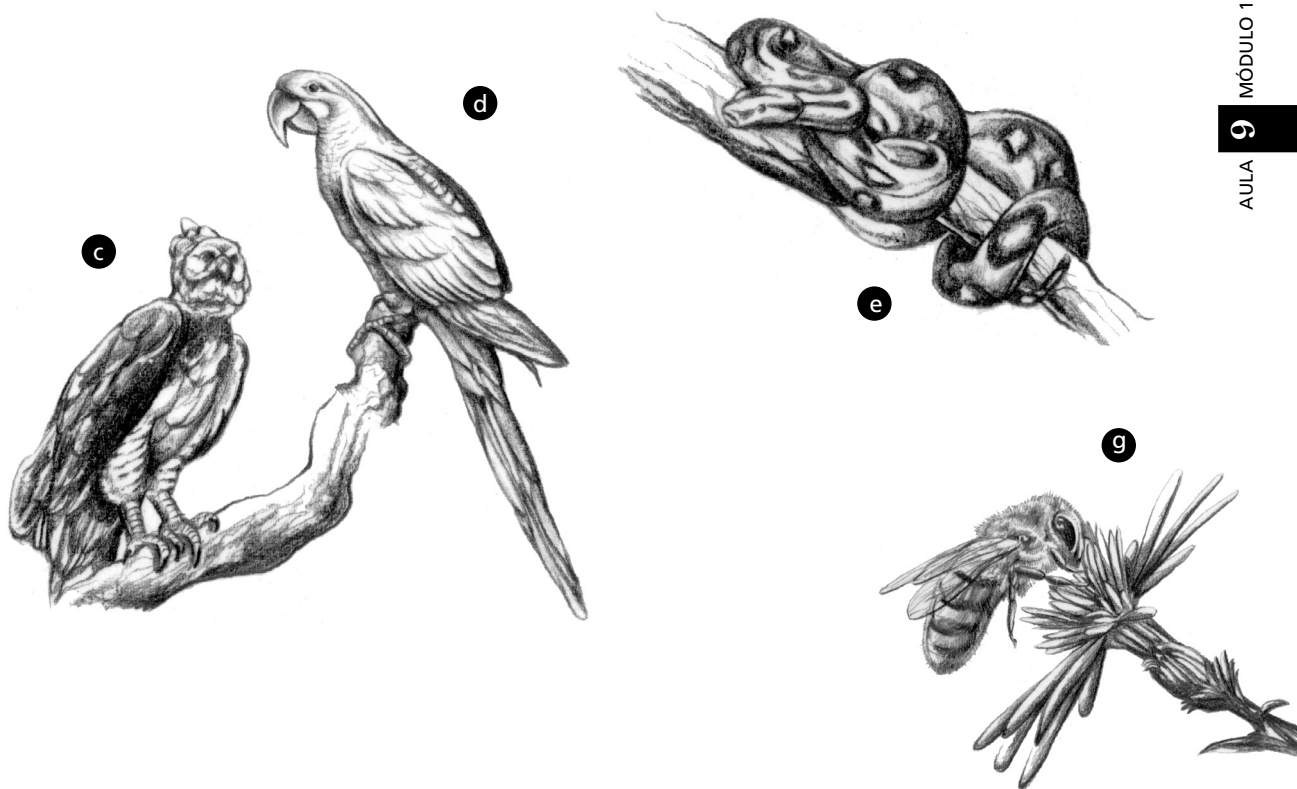
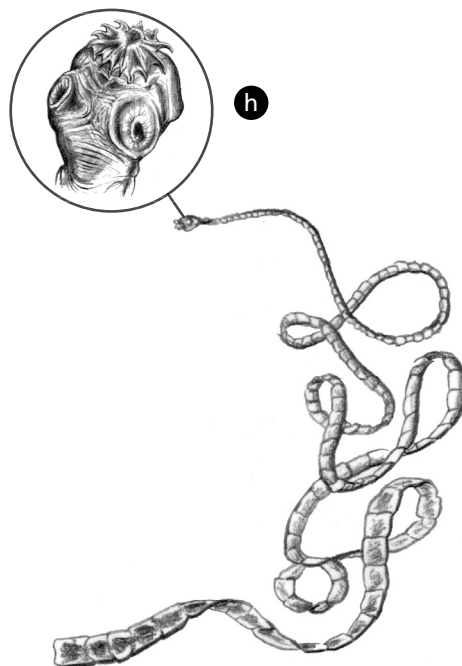
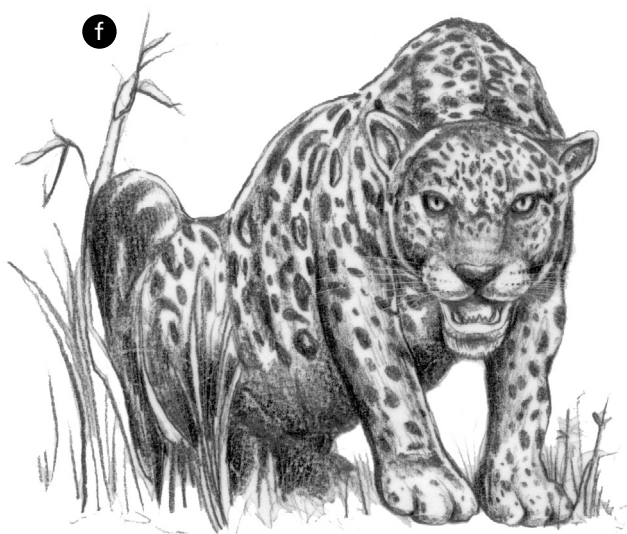


Figura 9.6:

(a) Anta (*Tapirus terrestris*); (b) Homem (*Homo sapiens*),
 (c) Hárpia (*Harpia hapyja*); (d) Arara-azul (*Anodorhynchus hyacinthinus*);
 (e) Jibóia (*Boa constrictor*); (f) Onça-pintada (*Panthera onca*);
 (g) Abelha (*Apis mellifera*); (h) Solitária de porco (*Taenia solium*).



RESUMO

Os termos taxonomia e sistemática têm sido usados de forma distinta por alguns pesquisadores, entretanto, atualmente podem ser utilizados como sinônimos, correspondendo ao ramo da Biologia que estuda a diversidade orgânica estabelecendo suas relações biológicas e filogenéticas e propondo classificações. A nomeação desta biodiversidade é também objetivo da sistemática ou taxonomia e tem por objetivo uniformizar a nomenclatura para a comunicação entre os cientistas. A nomenclatura científica se faz necessária, pois a nomenclatura popular utiliza-se muitas vezes de um mesmo nome para várias espécies ou de nomes diferentes para uma única espécie devido a diferenças regionais. A nomenclatura científica é regida por diversos códigos como, por exemplo, o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica que tem por objetivo promover a estabilidade e universalidade dos nomes científicos dos animais e assegurar que o nome de cada táxon seja único e distinto.

O conceito de táxon é aplicado a um grupo de organismos baseados em uma definição, como Animalia, Insecta etc. Categoria é o nível hierárquico no qual os táxons são classificados, o táxon Animalia é da categoria de Reino; Insecta é da categoria de Classe. São categorias taxonômicas, em ordem de hierarquia: domínio, reino, filo, coorte, classe, ordem, falange, secção, família, tribo, gênero e espécie. Cada uma das categorias pode ser subdivida com o acréscimo dos prefixos super, sub e/ou infra.

EXERCÍCIOS AVALIATIVOS

Dê um exemplo de uma espécie animal que você conhece que possui mais de um nome popular.

Procure um exemplo, não citado na aula, de espécies animais diferentes que recebem o mesmo nome popular.

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, veremos as principais normas que regem a nomenclatura zoológica.

Classificação zoológica e taxonômica - Parte II

AULA

10

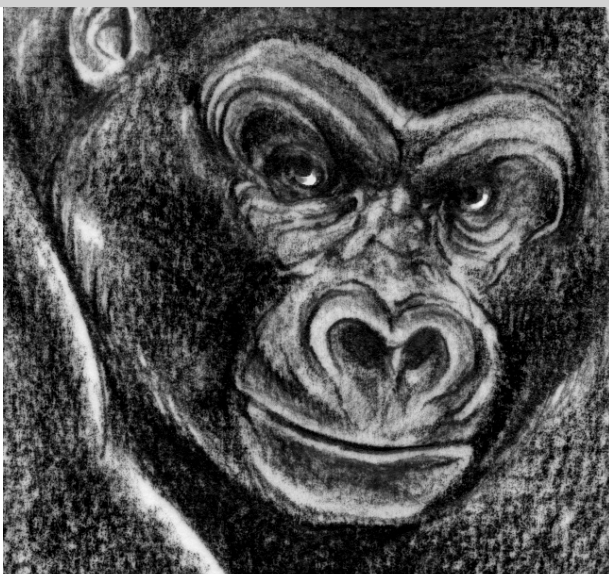
objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer alguns conceitos básicos sobre nomenclatura zoológica.

Pré-requisito

Aula 9:
Classificação zoológica e
taxonômica— Parte I.



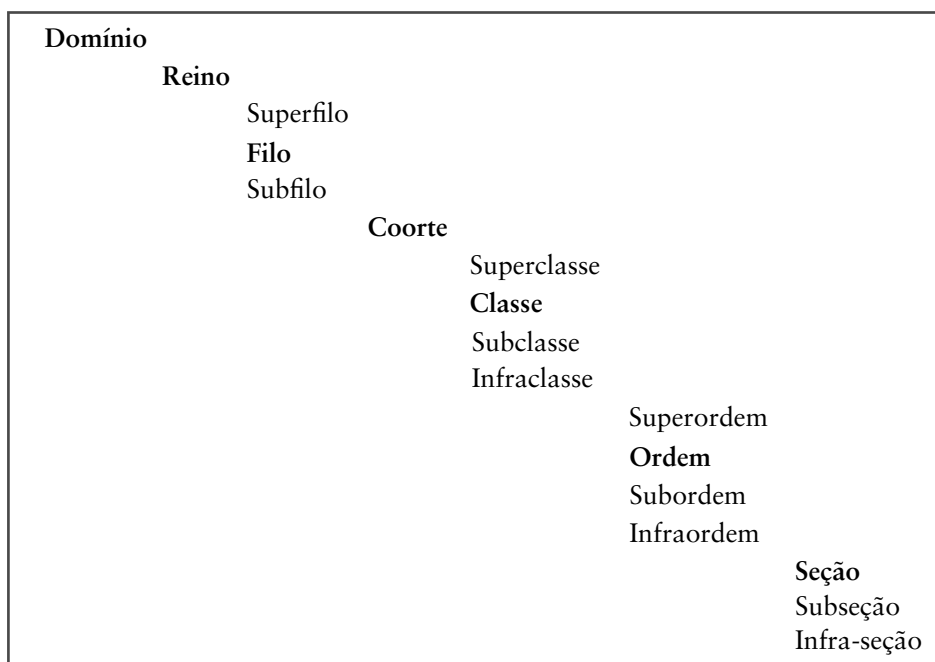
INTRODUÇÃO

Como vimos na aula anterior, o sistema adotado para compor e aplicar nomes às unidades taxonômicas animais é denominado nomenclatura zoológica. Você começou, então, a conhecer as normas estabelecidas pelo Código Internacional de Nomenclatura Zoológica que regem este sistema nomenclatório. Nesta aula, continuaremos vendo, ainda, alguns dos principais pontos regidos por esse código.

NOME CIENTÍFICO DOS TÁXONS

Nesse momento, torna-se oportuno examinarmos determinados princípios pelos quais o Código de Nomenclatura Zoológica procura alcançar seu objetivo. Os nomes de categorias acima do grupo de família (**Quadro 10.1**) não estão sujeitos às regras e recomendações do código.

Quadro 10.1: Categorias taxonômicas mais utilizadas acima do grupo de família. As categorias principais encontram-se destacada.



O código apenas versa sobre táxons classificados nas categorias reunidas no **grupo de família** (superfamília, família, subfamília, tribo, e qualquer outra categoria abaixo de superfamília e acima de gênero), no **grupo de gênero** (gênero e subgênero) e no **grupo de espécie** (espécie e subespécie) (**Quadro 10.2**).

Quadro 10.2: Categorias incluídas nos grupos de família, de gênero e de espécie.

Grupo de Família	Grupo de Gênero	Grupo de Espécie
Superfamília	Gênero	Espécie
Família	Subgênero	Subespécie
Subfamília		
Tribo		



Os nomes científicos zoológicos são nomes compostos por uma, duas ou três palavras em latim ou latinizadas.



Para nomear as espécies, utiliza-se um sistema binominal, por exemplo, *Homo sapiens* - homem, *Canis lupus* - lobo cinzento e cachorro, *Felis silvestris* – gato doméstico (Figura 10.1).

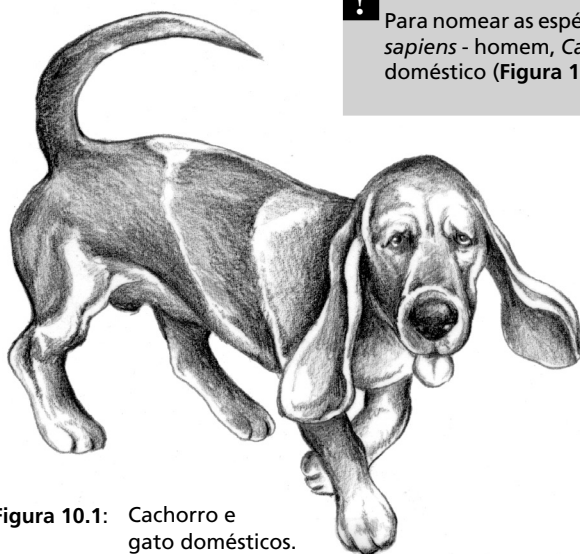


Figura 10.1: Cachorro e gato domésticos.

Como você viu acima, o nome de uma espécie é formado por duas palavras. A primeira, um substantivo, corresponde ao nome do gênero no qual tal táxon será incluído e a segunda, denominada **EPÍTETO**, é um adjetivo, um complemento próprio da espécie.



Assim, o nome de uma espécie é um binômio indissociável. Por exemplo, se você quiser fazer referência ao nome da espécie humana é necessário utilizar o binômio *Homo sapiens*.

EPÍTETO

Termo referente à segunda palavra do binômio e às segunda e terceira palavras do trinômio de uma espécie.

É freqüentemente utilizado na literatura e na linguagem coloquial dos taxonomistas.

Em um texto, é recomendado que a primeira vez que se fizer referência a uma espécie, seu nome venha escrito por extenso, como, por exemplo, *Canis lupus*. Nas referências seguintes ao nome desta espécie, a primeira palavra pode ser escrita de forma abreviada – *C. lupus*. Você também pode utilizar a forma abreviada, nos casos em que o nome do gênero ou o nome de uma espécie desse mesmo gênero já tenham sido citados anteriormente.

Imagine se você quisesse redigir um texto que trate de espécies pertencentes a gêneros distintos, mas que seus nomes comecem com a mesma letra. Se você utilizar a forma abreviada para escrever o nome de todas as espécies, teremos a seguinte situação (o texto abaixo é hipotético, servindo apenas para exemplo):

As fêmeas dos mosquitos da espécie *C. quinquefasciatus* têm predileção por sugar o sangue de *C. lupus familiaris* (cachorro). As de *C. chrysonotum* e *C. venezuelensis* preferem o sangue de *C. jacchus* (mico-estrela ou sagüi-estrela), embora também se alimentem do sangue de *C. lupus familiaris*.

Com este tipo de redação, um leitor pode pensar que o texto trata de espécies pertencentes a apenas um único gênero. O leitor pode pensar, ainda, que as espécies de mosquitos pertencem a um gênero, e as espécies hospedeiras, a outro gênero.



Nos casos em que ocorre a alternância de nomes genéricos começados pela mesma letra, é aconselhável, toda vez que se fizer referência a outro gênero, grafar seu nome por extenso.

Utilizando o texto acima, teremos, então:

As fêmeas dos mosquitos da espécie *Culex quinquefasciatus* têm predileção por sugar o sangue de *Canis lupus familiaris* (cachorro). As de *Coquillettidia chrysonotum* e *C. venezuelensis* preferem o sangue de *Callitrix jacchus* (mico-estrela ou sagüi-estrela), embora também se alimentem do sangue de *Canis lupus familiaris*.

Como você pode perceber, esta recomendação evita confusões, tornando o texto mais claro para o leitor.

Você pode encontrar, também, referência ao nome de uma espécie utilizando-se apenas o epíteto do binômio, como por exemplo:

Das espécies de mosquitos do gênero *Coquillettidia*, apenas as *chrysonotum* e *venezuelensis* sugam o sangue do ser humano.

Esta forma de referência é inapropriada, já que, como citado anteriormente, o nome das espécies é sempre um binômio.



A utilização do sistema binominal é de extrema importância. Com o nosso vocabulário ou o disponível em latim ou em qualquer outro idioma, não seria possível nomear as milhões de espécies, utilizando-se apenas de uma palavra.

O sistema de **nomenclatura zoológica**, ao contrário do de botânica, admite **tautonomia**, como por exemplo, *Gorilla gorilla* – gorila, *Jacana jacana* – jaçanã, piaçoca ou cafezinho, *Pipa pipa* – sapo-pipa ou sapo-arú, *Perna perna* – mexilhão (Figura 10.2).

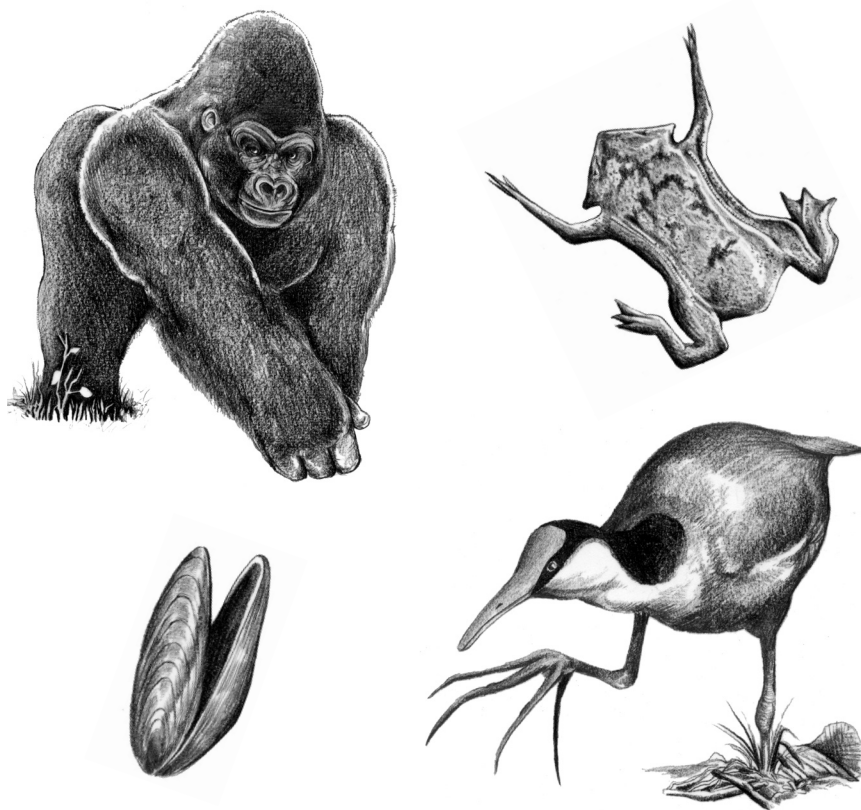


Figura 10.2: Gorila (*Gorilla gorilla*), sapo-pipa (*Pipa pipa*), mexilhão (*Perna perna*) e jaçanã (*Jacana jacana*).

Os nomes das subespécies são **trinominais** (cachorro doméstico – *Canis lupus familiaris*), e os genéricos (*Canis*, *Felis*, *Homo* etc.) e supra-genéricos (categorias acima de gênero) constam de apenas uma palavra.



Os nomes específicos e subespecíficos são escritos sempre com inicial minúscula, os demais com inicial maiúscula. Os nomes genéricos, subgenéricos, específicos e subespecíficos são, geralmente, grifados ou escritos em itálico, ficando destacados do texto.

NOMINATIVO

Como já mencionamos, os nomes científicos zoológicos são compostos por uma, duas ou três palavras em latim. A língua latina possui uma estrutura diferente da que conhecemos e estamos acostumados em língua portuguesa. Em latim, a função de uma palavra é dada pela declinação (alteração morfológica que o substantivo sofre de acordo com sua função sintática na oração). Na língua portuguesa, isto se desenvolve de forma diferente, pois a função sintática dos nomes é dada por sua posição na oração ou marcada por preposição e não por tais declinações como em latim. Assim, essas alterações morfológicas constituem os casos flexionais, que em latim são seis:

- nominativo ■ dativo
- vocativo ■ acusativo
- genitivo ■ ablativo

Os nomes dos gêneros e dos subgêneros são substantivos no **NOMINATIVO** singular. Os nomes subgenéricos não fazem parte do nome das espécies ou das subespécies, isto é, são nomes que não precisam ser citados. Para citar um nome subgenérico, o fazemos entre parênteses, como por exemplo: *Belostoma* (*Belostoma*) *anurum* e *Belostoma* (*Abedum*) *indentatus* (baratas d'água); *Aeshna* (*Hesperaeschna*) *cornigera planaltica* e *Aeshna* (*Neureclipsa*) *diffinis diffinis* (libélulas).

Todos os nomes dos táxons supragenéricos são substantivos no nominativo plural. Os nomes das categorias do **grupo de família** são formados pelo radical do nome de um dos gêneros incluídos nessas categorias mais um sufixo peculiar. O gênero cujo o nome é utilizado para a formação dos nomes do **grupo de família** é considerado o **tipo** (gênero-tipo) desses táxons superiores. O **código** determina que sejam utilizados os sufixos **–idae** para nomes de famílias e **–inae** para subfamílias. Para nomes de superfamílias, o **código** recomenda, mas não determina, a utilização do sufixo **–oidea**. Tradicionalmente, um grande número de zoólogos adota os sufixos **–ini** para tribo e **–ina** para subtribo. Assim, os nomes do grupo de família identificam a que categoria taxonômica eles pertencem, isto é, apenas pelo nome é possível saber qual a sua categoria. As categorias taxonômicas que apresentam os nomes assim formados, se tomarmos como exemplo os nomes genéricos *Apis* (abelha), *Boa* (jibóia), *Canis* (cão), *Equus* (cavalo), *Musca* (mosca), *Psittacus* (papagaio), *Scarabaeus* (escaravelho), *Tabanus* (mutuca), são:

- **Superfamília** – é uma recomendação do **código** o acréscimo do sufixo **oidea** ao radical do nome do gênero-tipo. Apioidea, Canoidea, Scarabaeoidea e Tabanoidea.
- **Família** – é uma determinação do **código** o acréscimo do sufixo **idae** ao radical do nome do gênero-tipo. Apidae, Boidae, Canidae, Equidae, Muscidae, Psittacidae, Scarabaeidae, Tabanidae.
- **Subfamília** – é uma determinação do **código** o acréscimo do sufixo **inae**. Apinae, Boinae, Caninae, Equinae, Muscinae, Psittacinae, Scarabaeinae, Tabaninae.
- **Tribo** – tradicionalmente, recomenda-se o acréscimo do sufixo **ini**. Apini, Equini, Muscini, Psittacini, Scarabaeini, Tabanini.

- **Subtribo** – recomenda-se o acréscimo do sufixo **ina**.
Escarabaeina.

Podem ocorrer complicações na composição do nome do grupo de família. Nem sempre a raiz de um nome (no genitivo singular) pode ser obtida pela eliminação de sua terminação. Nesses casos, você deve buscar auxílio em um dicionário para verificar qual o genitivo do nome. Como exemplo, você verá a seguir nomes de gêneros-tipo e os nomes de famílias que deles derivam:

- *Coluber* – Colubridae.
- *Homo* – Hominidae.
- *Threskiornis* – Threskiornithidae.
- *Termes* – Termitidae.
- *Tubifex* – Tubificidae.

PRIORIDADE, HOMONÍMIA E SINONÍMIA

A décima edição do *Sistema naturae*, obra clássica de Linnaeus, é considerada como o ponto de partida para a nomenclatura zoológica. Ela marcou o início da aplicação geral e consistente da **nomenclatura binominal** para a grande maioria dos animais. A única exceção aceita pelo **código** é a obra *Aranei svecici*, de Clerck, na qual também foi utilizado, consistentemente, o sistema binominal. O código fixou, arbitrariamente, a data de 1º de janeiro de 1758 como data de publicação dessas duas obras. O código estabeleceu, também, que a segunda precede a primeira. Qualquer outra obra publicada, naquele mesmo ano, deve ser considerada posterior àquelas. A partir de 1758, toda a determinação de prioridade deve ser estabelecida pela verificação das datas de publicação.



A prioridade é o princípio básico da nomenclatura zoológica e soluciona a maioria dos problemas nomenclatórios, como casos de sinonímia ou de homonímia. Ela estabelece que de dois ou mais sinônimos ou homônimos é válido o mais antigo.

Como visto na aula anterior, o mesmo táxon não pode ter nomes científicos diferentes, assim como táxons diferentes e pertencentes ao mesmo grupo não podem ter o mesmo nome. Tanto a sinonímia quanto a homonímia são terminantemente proibidas pelo código e, quando descobertas, devem ser corrigidas.

O **nominativo** exprime a função gramatical de sujeito; o **vocativo** corresponde à forma de chamamento ou interpelação no discurso direto; o **genitivo** exprime a relação de posse; o **dativo** corresponde ao objeto indireto; o **acusativo** ao objeto direto; o **ablativo** aos adjuntos adverbiais. Para exemplificar:

liber Petri = livro de Pedro; *-i* funciona para demonstrar que “Pedro” está no genitivo, indicando que ele possui algo, no caso, um livro (*liber*, que está no nominativo).

Na língua portuguesa há reminiscências dos casos flexionais latinos:

- **pronome pessoal do caso reto**
eu, designa o sujeito.
- **pronome pessoal do caso oblíquo**;
me, designa o objeto direto;
mim, designa o objeto indireto.

Sinonímia

Quando um mesmo táxon apresenta dois ou mais nomes distintos, eles são considerados **sinônimos**. Casos assim são muito freqüentes e podem ocorrer em todos os níveis taxonômicos. Um zoólogo pode, por um erro de interpretação ou pelo desconhecimento das atividades de outro zoólogo, propor um nome para uma suposta espécie nova, sem saber que tal espécie já havia sido descrita com outro nome. Nesse caso, o nome mais antigo é o **sinônimo sênior**, e o mais recente, o **sinônimo júnior**.



Nos casos de sinonímia, vale o mais antigo, isto é, o sinônimo sênior é o nome válido do táxon e todos os seus sinônimos juniores não devem ser utilizados.

Como exemplos de sinonímias, vejamos, a seguir, os casos do cachorro doméstico e de um besouro aquático:

- Em 1758, Linnaeus descreveu e nomeou o cachorro doméstico de *Canis familiaris* e o lobo de *C. lupus*. Atualmente, essas duas espécies são consideradas uma só e, embora descritas simultaneamente, *C. lupus* é o sinônimo sênior, pois tem prioridade de página sobre *C. familiaris*. Assim, *C. lupus* é o nome válido do lobo e do cachorro doméstico.
- Em um grupo de besouros aquáticos descreveu-se, em 1882, o gênero novo *Aethionectes* com base em material de uma espécie também desconhecida proveniente da África tropical. Em 1942, o gênero novo *Afronectes* foi proposto para acomodar outra espécie também encontrada na região tropical da África. Cerca de vinte anos mais tarde, Guignot interpretou que tanto as espécies de *Aethionectes* quanto as de *Afronectes* pertenciam a um único gênero e sinonimizou-os. Nesse caso, por ter sido descrito primeiro (sinônimo sênior), *Aethionectes* é o nome válido para o gênero e *Afronectes*, por ter sido descrito posteriormente, representa um sinônimo (júnior).

Homonímia

Quando nomes idênticos são aplicados a dois ou mais táxons pertencentes ao mesmo grupo, eles são **homônimos**. Embora bem menos frequentes, os homônimos são proibidos pelo código dentro dos grupos de família e de gênero.

Vejamos os exemplos a seguir:

- O gênero *Podopteryx* foi erigido por Selys, em 1817, para abrigar uma espécie de libélula.
- Em 1971, Sharov criou o gênero *Podopteryx* para um fóssil de pterossauro.

Como você pode ver, o mesmo nome do grupo de gênero foi atribuído tanto para uma libélula quanto para um pterossauro, representando um caso clássico de homonímia. Passados aproximadamente dez anos, a homonímia foi percebida por Cowen. Seguindo o critério de prioridade, o nome *Podopteryx* é válido para a libélula, mas não para o pterossauro. Em 1981, Cowen substituiu o nome do gênero antigo e não válido do pterossauro por *Sharovipteryx*.

Para o grupo de espécie, os homônimos são considerados somente dentro de cada gênero. Desse modo, *Dytiscus marginalis* (besouro), *Hoplochelus marginalis* (besouro) e *Pieris marginalis* (borboleta) ou *Arenicola brasiliensis* (minhoca-do-mar), *Mesosaurus brasiliensis* (réptil extinto), *Pteronura brasiliensis* (ariranha), *Tadarida brasiliensis* (morcego), *Emerita brasiliensis* (tatuí) não são homônimos, pois, embora o epíteto seja o mesmo, o binômio é diferente.



Nos casos de homonímia, também vale o mais antigo. Desta forma, o táxon que possui o homônimo sênior é o que fica de posse do nome e o táxon que tem o homônimo júnior deve receber um nome novo.

Nos grupos do gênero e da espécie, basta que uma única letra seja diferente para que não haja homonímia, como por exemplo: *Atta* e *Attus*, *Chrysopa* e *Chrysops*, *Dipterus* e *Diapterus*, *Gerres* e *Gerris*, *Lara* e *Larus*, *Stenus* e *Sternus*. O mesmo ocorrendo com *Amischa brasiliensis* e *Amischa brasiliensis*, *Palaminus apicalis* e *Palaminus apicatus*, *Palaminus bruchi* e *Palaminus bruchianus*, *Phyllophaga picea*, *Phyllophaga piceola*, *Rhantus calidus* e *Rhantus validus*.

No grupo da família, os sufixos são desconsiderados. Assim, nomes desse grupo, cuja única diferença seja o sufixo, são homônimos. Por exemplo:

- Em insetos. Em Neuroptera, a partir do gênero-tipo *Chrysopa* compôs-se o nome da família Chrysopidae. Em Diptera, a partir do gênero-tipo *Chrysops* compôs-se o nome da subfamília Chrysopinae.
- Entre aves e insetos. Em gaivotas, a partir do gênero-tipo *Larus* foi erigida a família Laridae. Em besouro, a partir do gênero-tipo *Lara* compôs-se o nome da subfamília Larainae.

Como você percebeu, nos casos acima, nomes homônimos no grupo de família podem ter sido gerados a partir de nomes genéricos não homônimos. Nesses casos, especificamente, a Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica determinou que, para evitar a homonímia, os nomes das subfamílias fossem alterados para Chrysopsinae (Diptera) e Larainae (Coleoptera) (mesmo que ambos os casos estejam gramaticalmente incorretos).

Associados à prioridade, têm-se as questões da publicação, da autoria e da data de um nome. Para ser considerado válido, um nome zoológico deve estar publicado (ver 4ª edição do Código). Todo nome tem autor (pessoa que publicou pela primeira vez o nome de um táxon) e data de publicação. Um nome pode ser publicado, em co-autoria, por mais de uma pessoa.

Embora a autoria e a data não façam parte do nome de um táxon, em artigos científicos podemos citá-las em conjunto – *Homo sapiens* Linnaeus, 1758 – ou apenas o autor, sem a data – *Homo sapiens* Linnaeus. Para tal, primeiro citamos o nome do táxon, depois o nome do autor e em seguida, separada por vírgula, sua data de publicação.

Devido a novos arranjos taxonômicos, uma espécie ou uma subespécie podem ser transferidas de um gênero para outro. Nesses casos, é necessário fazer uma alteração no nome das espécies ou subespécies, o que é denominado uma **nova combinação**. Para compor os novos binômios ou trinômios, o epíteto específico ou o subespecífico são usados em combinação com o nome do gênero ao qual passam a pertencer à espécie ou subespécie e não com o nome com que se combinaram pela primeira vez. Por exemplo:

- O leão, assim como outros felinos, foi originalmente descrito no gênero *Felis*, sendo nomeado como *Felis leo*. Mais tarde, o gênero *Panthera* foi criado para acolher os grandes felinos. Como o leão passou a pertencer a outro gênero, foi necessário corrigir seu nome científico. Com a realização da nova combinação nomenclatória, o leão passou a chamar-se *Panthera leo*.
- O chimpanzé foi originalmente descrito como *Homo troglodytes*, mesmo gênero do ser humano. Posteriormente, quando o gênero *Pan* foi erigido para acolher o chimpanzé, seu nome teve de ser corrigido. Com a nova combinação, passou a chamar-se *Pan troglodytes*.

TIPIFICAÇÃO

Outro princípio muito importante para a nomenclatura é o **princípio da tipificação**. Sempre que uma espécie nova ou outro grupo são descritos, o autor deve designar um “**tipo**” (o tipo único de um nome) que representará o padrão de referência do nome científico dessa espécie ou grupo.

O tipo de um nome da categoria da família é um **gênero-tipo**. O tipo de um nome da categoria do gênero é uma **espécie-tipo**. O tipo de um nome da categoria da espécie pode ser um único **espécime** ou um **conjunto de espécimes**.



O tipo é um objeto (entidade individual) que fixa o nome aplicado ao táxon que contém este objeto.

O tipo também pode ser:

- qualquer parte do corpo de um animal;
- uma colônia ou qualquer parte da colônia;
- no caso de fósseis, uma substituição, uma impressão, um molde ou um contramolde, desde que naturais;
- no caso de espécimes atuais de protistas, uma ou mais preparações (em lâminas para microscópio) de indivíduos relacionados representando diferentes estágios de vida;
- baseado em uma ilustração ou descrição.

HOLÓTIPO

Espécime único (exceto para **hapantótipo**) designado pelo autor como o **tipo** da espécie ou da subespécie (Art. 73.1 ICZN). Se a amostra examinada for composta por mais de um espécime ou subespécie, o autor designará apenas um deles como **holótipo** e os demais como **parátipos** (Recomendação 73D).

SÍNTIPOS

Cada espécime de uma **série-tipo** designada originalmente ou da qual não tenham sido designados holótipo ou **lectótipo** (Art. 73.2 ICZN). Os **síntipos** funcionam coletivamente como fixador do táxon nominal.

HAPANTÓTIPO

Uma ou mais preparações ou culturas de **indivíduos** de protozoários relacionados, representando diferentes estágios de vida, que conjuntamente funcionam como **Holótipo**, isto é, como fixador do táxon nominal das espécies de protistas (Art. 73.3 ICZN).

LECTÓTIPO

Um dos **síntipos** designados, após a publicação no nome do Grupo da Espécie, como o espécime fixador do nome do táxon (Art. 74 ICZN). Se a amostra examinada for composta por mais de um **síntipo**, um deles será designado como **lectótipo** e os demais como **paralectótipos** (Recomendação 74F ICZN).

NEÓTIPO

Espécime único designado como o fixador do nome do Grupo da Espécie, do qual o holótipo (ou **lectótipo**) e todos os **parátipos** (ou **paralectótipos**) ou todos os **síntipos** ou um outro **neótipo** designado anteriormente foram perdidos ou destruídos (Art. 75 ICZN).

CÓTIPO

Termo não reconhecido pelo Código, antes utilizado para **síntipo** ou **parátipo** (Recomendação 73E).

ALLÓTIPO

Termo não regulamentado pelo Código, que designa espécime do sexo oposto ao do holótipo (Recomendação 72A).

Como já mencionado, para a descrição de uma espécie nova ou uma subespécie é necessária a designação de um tipo. Este tipo (um exemplar, parte dele ou qualquer das possibilidades anteriormente citadas), normalmente, faz parte da amostra, denominada **série-tipo**, ou é a própria amostra que o autor examinou. Embora existam outras categorias de tipos de espécies nominais, o Código só regulamenta **HOLÓTIPO**, **SÍNTIPOS**, **HAPANTÓTIPO**, **LECTÓTIPO**, **NEÓTIPO** (para maiores informações, ver Código).

Embora, algumas vezes, sejam encontrados alguns termos como **CÓTIPO** e **ALLÓTIPO**, na literatura zoológica, estes não são regulamentados pelo Código.

O estudo da Nomenclatura Zoológica deve ser realizado pelo próprio Código. Sua última edição (ICZN, 2000), publicada em inglês e francês, pode ser adquirida em livrarias especializadas. Um tradução para o português da versão de 1964 do Código pode ser encontrada no livro de **Papavero (1994)**. Esta tradução, apesar de ultrapassada em alguns pontos, apresenta a essência da Nomenclatura Zoológica.

Para resolver casos problemáticos, existe a Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica.

RESUMO

A nomenclatura zoológica, sintetizada no código de nomenclatura zoológica, rege apenas os táxons classificados nas categorias do grupo de família ou categorias mais baixas (grupos de gênero e de espécie). Os táxons da categoria de espécie são formados por duas palavras escritas em latim, sendo portanto, um **binômio**. A primeira palavra é o gênero e a segunda, ou **epípeto**, é um complemento próprio da espécie. O sistema binomial é importantíssimo, pois não seria possível nomear todas as espécies utilizando-se apenas de uma palavra em qualquer idioma. Os **trinômios** (três palavras) são utilizados para nomear subespécies. Os nomes específicos e subespecíficos devem ser grafados com iniciais minúsculas, os demais com inicial maiúscula. Os nomes dos grupos de família são formados pelo nome do gênero-tipo acrescido dos sufixos **-idae** (para famílias) ou **-inae** (para subfamílias). Quando um mesmo táxon tem mais de um nome, eles são considerados sinônimos, sendo válido o nome mais antigo, o sinônimo sênior, e não o mais recente, o **sinônimo júnior**. No caso de táxons diferentes com mesmo nome, ou homônimos, prevalece o mesmo princípio da prioridade, sendo considerado válido apenas o nome mais antigo, enquanto o mais recente deve ser trocado. Sempre que uma espécie nova ou grupo são descritos, deve ser designado um **tipo** que será a referência para o nome científico deste táxon, e fixará o nome a um objeto real. O tipo de uma família é um gênero-tipo, o de um gênero é uma **espécie-tipo**. O tipo de espécie é um espécimen ou um conjunto de espécimens, sendo denominados, dependendo do caso, de **holótipo**, **síntipo**, **hapantótipo**, **lectótipo** e **neótipo**.

EXERCÍCIOS AVALIATIVOS

- Um pesquisador descreveu, em 1986, uma espécie nova de um animal do gênero *Corus* denominando-a de *Corus vulgaris*. Em outro país, outro pesquisador também encontrou uma nova espécie do mesmo gênero, mas diferente da descrita em 1986. Sem conhecer o trabalho de 1986, este novo autor descreveu, em 1987, sua nova espécie também como *Corus vulgaris*. Responda: a qual espécie deve ser aplicado o nome *Corus vulgaris*? Qual o princípio do código que está envolvido neste tipo de problema?
- Um pesquisador denominou uma espécie nova do gênero *Ala* de *Ala rubra*. Um outro pesquisador, trabalhando em uma região próxima, coletou um espécimen desta mesma espécie e, sabendo que era do gênero *Ala*, denominou-a de *Ala capillata*. Qual o nome válido para esta espécie? Qual o princípio do código que está envolvido neste tipo de problema?
- Um pesquisador concluiu, após imensas pesquisas, que o gênero *Parus* não pertence à família Capidae, onde era incluído até então, decidindo erigir uma nova família para este gênero. Como o referido autor, provavelmente, denominou a nova família por ele descrita?

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, serão abordados os principais critérios de classificação para agrupar objetos em classes ou categorias, apresentando os princípios da Classificação Zoológica.

Classificação zoológica e taxonômica – Parte III

AULA

11

objetivos

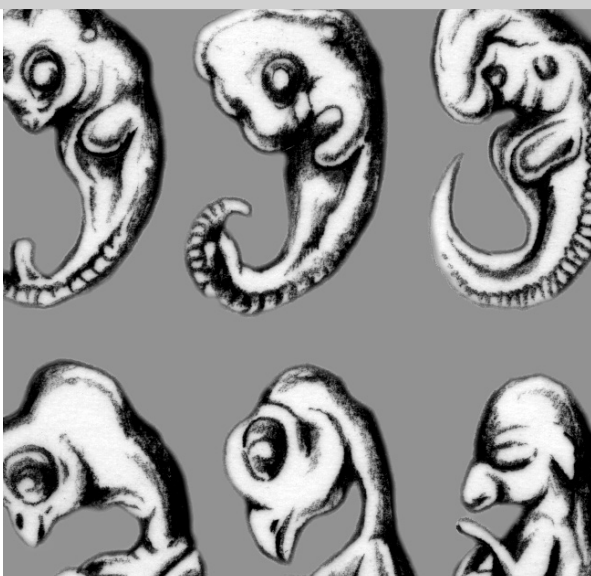
Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Definir classificação.
- Conhecer alguns princípios da classificação zoológica.

Pré-requisitos

Aula 9:
Classificação zoológica e
taxonômica – Parte I.

Aula 10:
Classificação zoológica e
taxonômica – Parte II.



INTRODUÇÃO

Como você viu nas Aulas 10 e 11, a nomenclatura tornou-se fundamental para a classificação da diversidade biológica que é uma das principais atividades da Sistemática. Nesta aula, você verá alguns critérios de classificação, os quais permitem agrupar objetos (tanto inanimados quanto animados – indivíduos, espécies ou grupos de espécies) em classes ou categorias, com base em propriedades que lhes são características. Iremos apresentar, também, os princípios da Classificação Zoológica.

CLASSIFICAÇÃO

A história da Sistemática ou Taxonomia perde-se na Antigüidade. Sua origem se confunde com a da linguagem, do conhecimento e do pensamento, isto é, do início da humanidade. Para a comunicação, é essencial a existência de nomes e de conhecimento acerca dos objetos (entidade individual) a serem nomeados. Os substantivos correspondem às **classes de objetos** aos quais se aplica o mesmo nome.



Por exemplo, você viu um beija-flor mês passado, outro ontem e outro hoje. Os beija-flores não eram exatamente iguais, mas existe algo em comum entre eles. Esse algo é que define a classe “beija-flor”.

Estas classes podem ser agrupadas, também, em classes. Dessa forma, seus elementos podem, igualmente, formar classes.

DISTINÇÃO ENTRE OBJETO E CLASSE

Tomaremos como um exemplo fictício a casa da família Folclore-Brasileiro, onde moram Curupira, o patriarca, Dona Beija, a matriarca, e seus filhos Mapinguari e Iara. A família Folclore-Brasileiro possui um casal de cachorros, Saci-pererê e Mula-sem-cabeça, e uma galinha chamada Jabiraca.

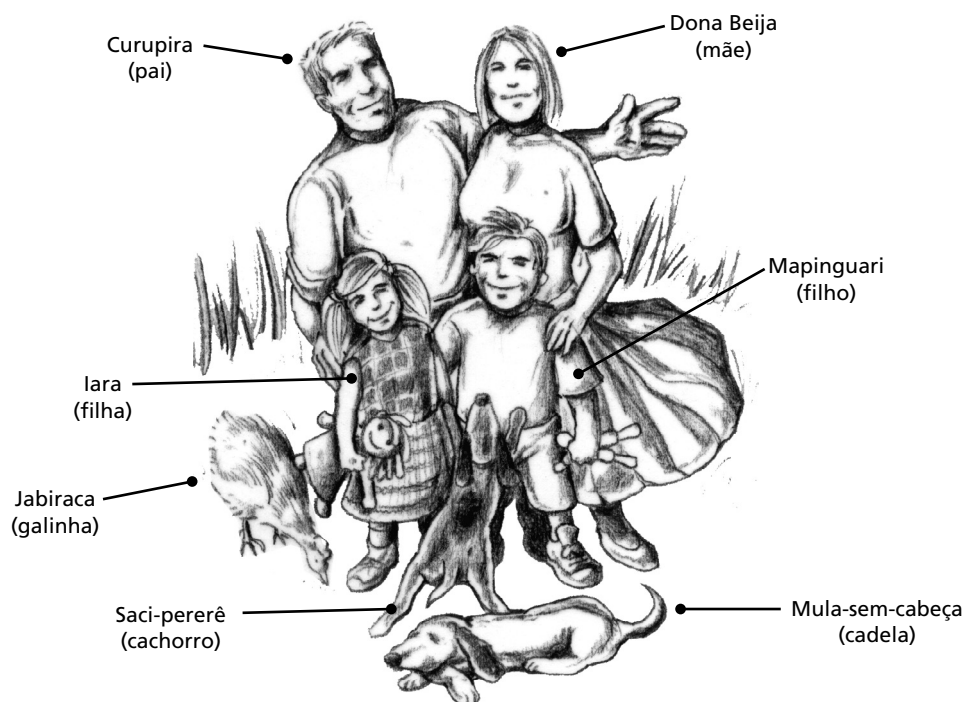


Figura 11.1: Família Folclore-Brasileiro. Curupira (pai), Dona Beija (mãe), Mapinguari (filho), Iara (filha), Saci-pererê (cachorro), Mula-sem-cabeça (cadela) e Jabiraca (galinha).

A casa dos Folclore-Brasileiro é dividida em cômodos e nela encontramos vários objetos, tais como móveis, aparelhos elétrico-eletrônicos, talheres, material de bruxaria etc.

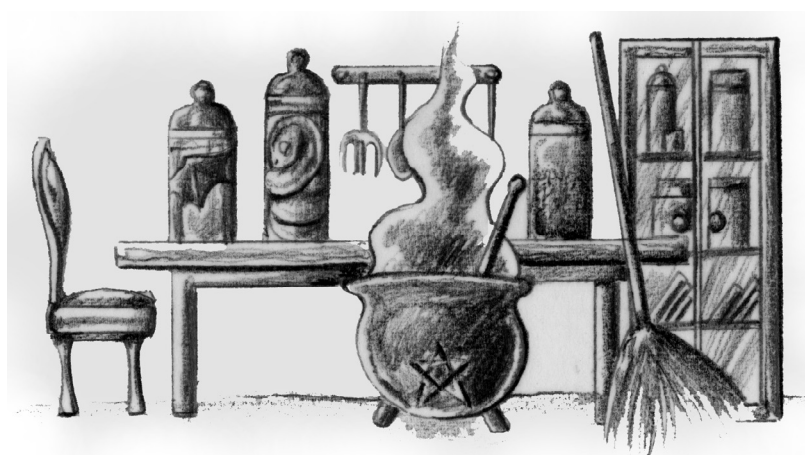


Figura 11.2: Talheres, móveis e material de bruxaria (asa de morcego, teia de aranha, olhos de serpente, pó de língua de sapo).

Vejamos agora, com base no exemplo acima, a distinção entre objeto e classe.

OBJETOS

Um **objeto** pode ser definido como cada uma das entidades identificáveis num dado domínio de aplicação. Considere, neste momento, como nosso domínio de aplicação específico, a casa da família Folclore-Brasileiro. Essa casa pode ser uma composição de entidades (objetos) específicas, como:

Curupira – o pai		Dona Beija – a mãe	
Mapinguari – o filho		Iara – a filha	
Saci-pererê – o cachorro	Mula-sem-cabeça – a cadela	Jabiraca – a galinha	

Nessa casa, você pode encontrar, também, objetos que, geralmente, não têm designação específica que os identifique individualmente, tais como:

Cômodos – sala, quarto, cozinha etc.	Mobília – guarda-roupas, mesa, cama etc.
Talheres – colheres, facas e garfos.	Decoração – quadros, esculturas etc.

Observe que um objeto, cômodos, por exemplo, pode representar um agregado de outros objetos (suas partes constituintes). No exemplo da casa dos Folclore-Brasileiro, pode-se visualizar vários objetos que a compõem. A **Figura 11.3** mostra que o objeto casa é composto por vários outros objetos.

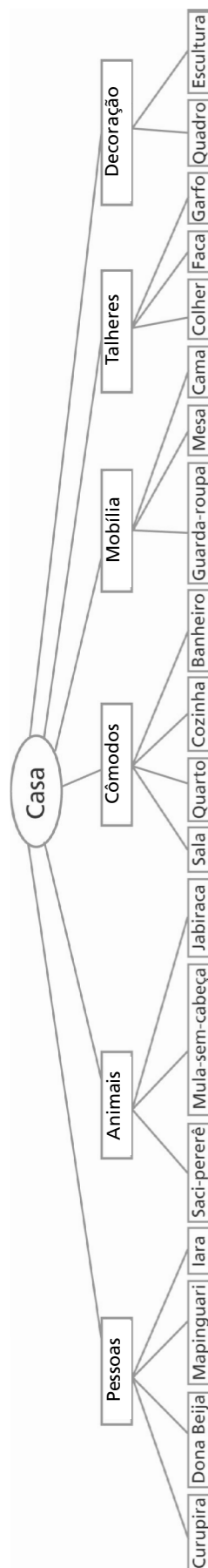


Figura 11.3: Organograma com as partes constituintes da casa da família Folclore-Brasileiro.

Em uma visão diferente, porém equivalente, podemos representar a casa e seus objetos constituintes da seguinte forma:

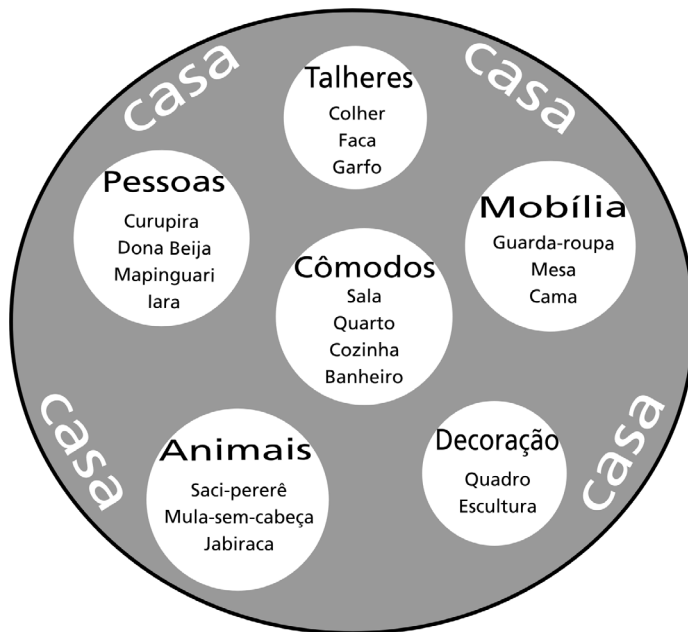


Figura 11.4: Conjunto e subconjuntos das partes constituintes da casa da família Folclore-Brasileiro.

Quando examinamos a frase “Mapinguari e Iara estão brincando na chuva com Saci-pererê e Mula-sem-cabeça”, percebemos que foram feitas referências a objetos específicos. Nesse caso, podemos identificar precisamente os objetos que foram referenciados – as crianças chamadas Mapinguari e Iara e os cachorros Saci-pererê e Mula-sem-cabeça. Agora, se examinarmos as frases “O cão é o melhor amigo do homem” ou “No campo, as pessoas deitam-se com as galinhas”, perceberemos que as palavras cão, homem, pessoas e galinhas não fazem referência a nenhum objeto específico. Essas palavras foram utilizadas para fazer referência àqueles objetos que de alguma forma podem ser identificados como sendo um cão, um homem, uma pessoa ou uma galinha.

Classes

Observe que os objetos citados anteriormente podem ser agrupados em categorias ou **classes**. Existem objetos que são animais, outros que são pessoas, outros, cães; outros, talheres; outros, garfos; outros, jóias; outros ferramentas etc. As definições dessas classes baseiam-se em semelhanças compartilhadas, isto é, essas classes reúnem objetos com base em algum conjunto de propriedades – **características** – comum a todos esses objetos. Por exemplo, podemos definir o objeto homem como mamífero com poucos pêlos, sem cauda, bípede, que fala e raciocina. Apenas com essa definição simplificada, já podemos diferenciar o homem de uma porta, já que é sabido que nas portas não nascem pêlos e que elas tampouco mamam, falam ou raciocinam.

Note que existe uma categorização – **classificação** – dos objetos. Vários desses objetos e suas categorias podem ser reunidos em categorias mais abrangentes, formando um sistema hierárquico contínuo, como você pode ver a seguir:

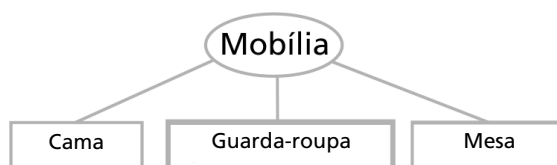


Figura 11.5: Diagrama de hierarquia especialização/generalização.

Considerando a **Figura 11.5**, podemos perceber que, quando hierarquizadas, as classes tornam-se mais específicas à medida que se posicionam em níveis mais baixos. Por exemplo, a classe das Mobílias denota um grande número de objetos, incluindo os objetos das classes: Camas, Guarda-roupas e Mesas. Dessa forma, Cama é uma especialização – **subclasse** – de Mobília, pois ela denota objetos que possuem características mais particulares. Em uma perspectiva inversa, as classes tornam-se mais genéricas quanto mais próximas do topo da hierarquia. Nesse caso, a classe Mobília é uma generalização – **superclasse** – das classes Camas, Guarda-roupas e Mesas.

Dependendo do contexto, diferentes classificações podem ser produzidas para uma mesma classe de objetos. Se considerarmos a **Figura 11.6**:



Figura 11.6: Moedas: R\$1,00; R\$0,50; R\$0,25; R\$0,10; R\$0,05 e R\$0,01.

Uma determinada pessoa pode separar a classe Moedas, considerando sua coloração como forma de especialização, nas classes Moedas Prateadas e Moedas Douradas. Dessa forma, obtém-se, então:



Figura 11.7: Grupos de moedas formadas pela coloração.



Observe que a moeda de R\$ 1,00 não se encaixa perfeitamente em nenhum dos grupos. Nesse caso, ela pode ser incluída em qualquer dos dois grupos ou, ainda, formar um novo grupo.

Outra pessoa pode subdividir esta mesma classe, segundo seus numerais, em: Moedas com o número 1 e Moedas com o número 5. Dessa forma, obtém-se, então:



Figura 11.8: Grupos de moedas formados pelo número.



Outra pessoa pode, ainda, subdividi-la em moedas fabricadas com apenas um tipo de liga metálica e moedas com dois tipos de ligas (**Figura 11.9**).



Figura 11.9: Grupos de moedas formadas pelo tipo de metal.

Agora, você pode perceber que o nível de detalhamento também varia. Por exemplo, se considerarmos a classe Animal, em um determinado contexto, é possível subdividi-la em: Cachorro, Galinha e Homem.

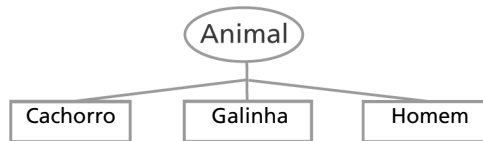


Figura 11.10: Grupo Animal, subdividido em cachorro, galinha e homem.

Entretanto, para certas aplicações faz-se necessário um nível maior de detalhamento. Dessa forma, a classe Animal pode ser subdividida, seguindo a própria taxonomia animal, em:

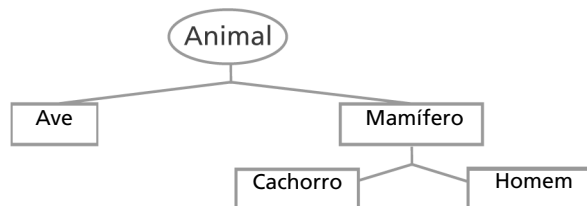


Figura 11.11: Grupo Animal, subdividido em Aves e Mamíferos, este subdividido em Cachorro e Homem.

É possível descrever as estruturas de cada uma destas classes da seguinte forma:

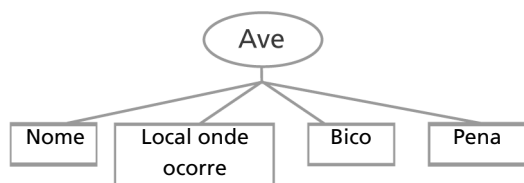


Figura 11.12: Grupo Ave com suas propriedades.

Como você pode perceber, os conceitos de objetos e de classe são relativos, isto é, o que é um objeto em um determinado nível de generalidades pode ser uma classe em um nível mais amplo, e vice-versa. Por exemplo, se você tomar como referência as pessoas que formam a população de uma determinada região, nesse nível de generalidades cada pessoa representa um objeto. Contudo, se tomarmos, agora, as células que constituem o corpo de cada pessoa, as células representam objetos e cada pessoa passa a representar uma classe.

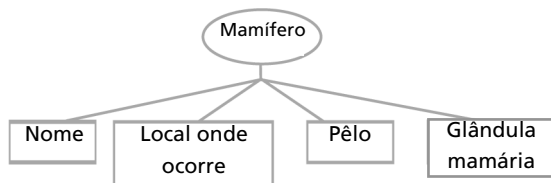


Figura 11.13: Grupo Mamífero com suas propriedades.

HERANÇA DE PROPRIEDADES

Analisando o exemplo da classe Animal, podemos perceber que as três primeiras propriedades ou características (Amniota, Tetrápode, Vertebrado) são comuns às duas classes. Como ambas são subclasses da classe Animal, as características comum a elas podem ser descritas diretamente na classe Animal. Desse modo, não há repetição dessas características, como observado nas Figuras 11.10, 11.11, 11.12 e 11.13.

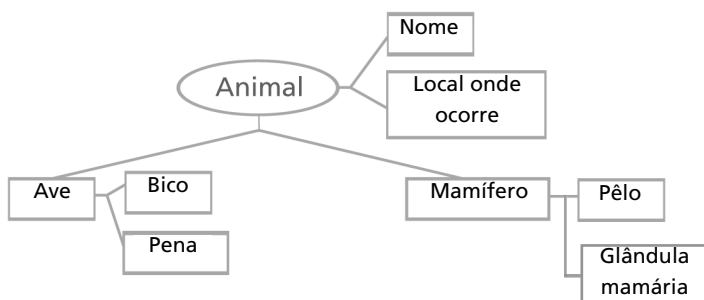
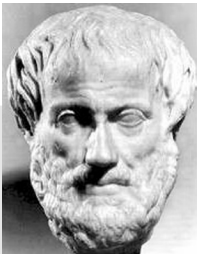


Figura 11.14: Grupo Animal, com as propriedades comuns e subgrupos Aves e Mamíferos, com as propriedades particulares de cada grupo.

Essas duas formas de representar a classe Animal apresentam o mesmo efeito final, isto é, tanto os objetos pertencentes à classe Aves quanto os pertencentes à classe Mamíferos terão as quatro características (duas comuns e duas particulares). Quando uma classe é constituída por outras classes, estas herdam algumas das características da classe mais elevada. No caso das Aves e Mamíferos, as duas características que lhes são comuns representam uma herança da classe Animal.

A presença de glândulas mamárias é comum a todos os mamíferos e deve ser descrita diretamente nesta classe. Por herança, todas as subclasses de mamíferos e as subclasses destas subclasses passam a apresentar tal característica. Dessa forma, evita-se a necessidade de descrevê-la em cada uma das subclasses de Mamífero. Segundo este mecanismo de herança, um objeto da classe Aves, por exemplo, apresenta quatro membros (apêndices), além de outras características que serão descritas diretamente na classe Aves.



ARISTÓTELES
(384-322 a.C.)

Filósofo grego.
Autor de um grande número de obras nas áreas de Biologia, Física, Política e Lógica. É considerado o fundador da Lógica Formal.

CLASSIFICAR PARA QUÊ?

Quando uma criança de dois anos, ao ouvir um disco com cantos de pássaros, se refere aos sons que está ouvindo como sendo de uma "cocó" (galinha), ela está, por associação, reconhecendo os animais da classe Aves.

Para **ARISTÓTELES**, quando as coisas são reconhecidas, elas são ordenadas em diferentes grupos ou categorias. No exemplo do tópico 2 – **você viu um beija-flor mês passado, outro ontem e outro hoje. Os beija-flores não eram exatamente iguais, mas existe algo em comum entre eles. Esse algo é que define a classe “beija-flor”** – a coisa comum a todos os beija-flores é a forma. Tudo o que é distinto ou individual pertence à substância do beija-flor. Segundo Aristóteles, todas as coisas, na natureza, fazem parte de diferentes grupos e subgrupos.

No exemplo da família Folclore-Brasileiro, Saci-pererê é um ser vivo. Ou melhor, um animal. Ou melhor, um animal doméstico. Ou melhor, um cachorro. Ou melhor, um vira-lata. Ou melhor, um vira-lata macho.

Como você pode perceber, o ser humano está sempre agrupando objetos em classes ou classificando-os. Esta atividade é inata e essencial à comunicação. O processo classificatório pode gerar:

- Classificações artificiais ou arbitrárias – nas quais os objetos são agrupados por semelhanças, com um objetivo prático (por exemplo: animais domésticos/animais selvagens; animais venenosos/animais não venenosos; animais comestíveis/animais não comestíveis). Classificar carros, livros, parafusos, selos etc. é outro exemplo de classificação por conveniência. Tais classificações podem apresentar um conteúdo de informação reduzido ou grande.

■ Classificações naturais – nas quais a origem e o comportamento dos objetos são governados por processos naturais. As classificações naturais podem ou não se apresentar hierarquizadas. A tabela periódica é um exemplo de classificação de classes naturais não hierárquica. A classificação de indivíduos e grupos históricos é exemplo de classificação hierárquica.

CLASSIFICAÇÕES BIOLÓGICAS

Nas classificações biológicas, os objetos correspondem aos seres vivos individualmente, às categorias, aos táxons; suas definições, aos caracteres compartilhados.

Uma das primeiras tentativas de classificar o reino animal foi realizada por Aristóteles. Ele estava interessado no problema da definição de grupos naturais e enfatizou a importância da morfologia na classificação animal. Para ele, os animais caracterizam-se de acordo com o seu modo de vida, suas ações, seus habitats e o seu aspecto físico, como por exemplo: animais – com sangue e sem sangue; animais com sangue – ovíparos, ovovivíparos e vivíparos...

Por um longo período conheceu-se apenas os animais ocorrentes no Velho Mundo. Dessa forma, a noção de espécie era restrita e pontual e cada espécie era definida por exemplares locais (sem dimensão horizontal/geográfica). Nesse período, acreditava-se, também, que Deus era o criador de todas as espécies animais (sem dimensão vertical/temporal).

Na Europa, durante a Idade Média, um dos diagramas favoritos era a Árvore de Porfírio (Figura 11.15). Este tipo de diagrama tem por base a presença ou a ausência de simples caracteres.

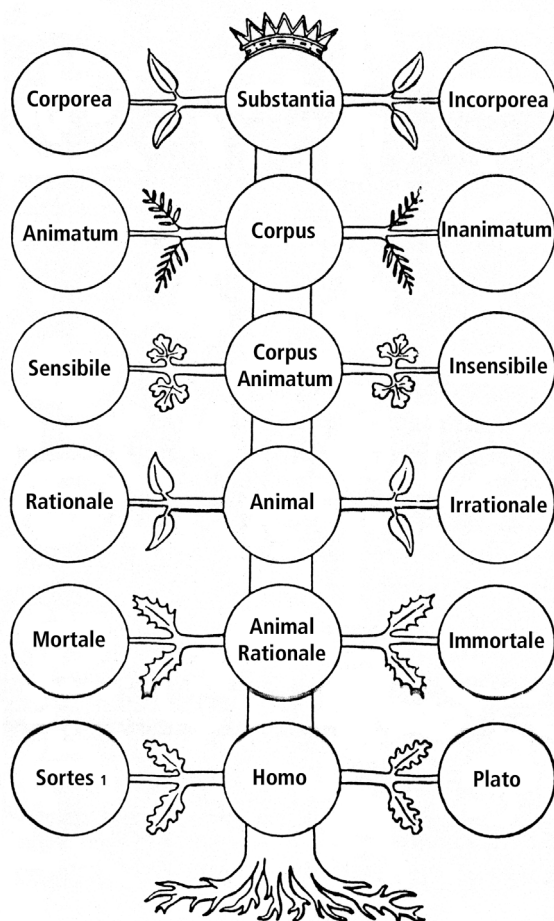


Figura 11.15: Árvore de Porfírio.

Somente durante o período renascentista houve a renovação das ciências naturais, despertada pelo interesse na observação e interpretação da natureza. A partir do século XVI, o estudo dos animais sofreu um novo incremento com os trabalhos de naturalistas exploradores.

A história natural do século XVIII foi dominada por Bufon (1707-1788) e por Linnaeus (1707-1778). Linnaeus desempenhou um papel fundamental na racionalização da classificação e da nomenclatura. O sistema linneano de classificação é um sistema hierárquico de classes ou categorias. Cada categoria corresponde a um nível onde categorias mais abrangentes podem incluir categorias menores. Ele acreditava que cada espécie fora criada separadamente e, em seu sistema, reconhecia apenas as categorias **Reino (Regnum)**, **Classe (Classis)**, **Ordem (Ordo)**, **Gênero (Genus)**, e **Espécie (Species)**.

Com o aumento do conhecimento acerca da diversidade de organismos, fez-se necessária a criação de categorias intermediárias, tais como, superclasse, subclasse, superfamília, subfamília, tribo, divisão etc. Com essas inovações, criou-se um sistema mais complexo, com maior número de níveis de inclusões.

A grande maioria dos taxonomistas do século XIX, embora criacionistas, procurava por um sistema natural de classificação. Para eles, existia uma relação real na natureza, como resultado da criação, que não pode ser diretamente observada. Contudo, através de estudos das semelhanças e diferenças entre os organismos, as relações naturais podem ser descobertas. As verdadeiras semelhanças ou afinidades naturais foram designadas como homologias, e as falsas semelhanças ou afinidades foram designadas como analogias. A partir da distinção entre homologias e analogias era possível descobrir estas relações e gerar a base do sistema natural de classificação, harmonizando com o plano da criação.

Depois que os cientistas aceitaram o princípio da evolução, a afinidade natural foi vista como um resultado da evolução. A proximidade entre organismos passou a ser representada graficamente por “árvores genealógicas” ou “árvores filogenéticas”. Em 1866, **HAECKEL** construiu a primeira árvore filogenética, refletindo a correspondência entre os organismos e os ramos da árvore. A partir desse momento, a filogenia passou a ocupar-se do estudo da origem e evolução dos táxons.



**ERNST HAECKEL
(1834-1919)**

Ver Aula 15
– Origem dos
Metazoários.

Com a teoria evolucionista, o princípio de proximidade entre descendentes (relacionamento filogenético) passou a dar subsídios para as classificações biológicas. Embora tenhamos uma metodologia consistente para gerar hipóteses de relacionamento filogenético (filogenias), as classificações baseadas nessas hipóteses ainda hoje adotam o sistema linneano. Em outras palavras, a diversidade biológica é dinâmica, encontrando-se em um constante estado de mudança (evoluindo), e a estrutura das classificações é estática, desenvolvida para um sistema fixo de categorias taxonômicas.

Para tentar resolver esse problema, novas propostas de classificações estão surgindo. Maiores informações acerca das classificações podem ser obtidas na obra de **Amorim**.



Observe que as classificações são um sistema geral de referência acerca da diversidade biológica e devem ser um reflexo inequívoco do conhecimento atual sobre as relações de parentesco entre os táxons (filogenia). “Ler” uma classificação é recapitular a história evolutiva do grupo.

RESUMO

A classificação tem por objetivo principal organizar o conhecimento e facilitar a comunicação acerca dos objetos de estudo. Os objetos, por sua vez, podem ser agrupados em categorias ou **classes**. As classes são definidas por semelhanças compartilhadas, ou seja, suas **características**. Em uma classificação, os objetos e suas categorias podem ser reunidos em categorias mais abrangentes, originando uma classificação hierárquica. Nesta hierarquia, os objetos ou classes apresentam características comuns, pelas quais são agrupados; e particulares, pelas quais se diferenciam. Na classificação biológica, os objetos são os seres vivos e as categorias são os diferentes táxons, os quais são definidos pelos caracteres compartilhados. Como a classificação biológica é um sistema de referência da diversidade biológica, ela deve ser um reflexo do conhecimento sobre as relações de parentesco entre os táxons, recapitulando a história evolutiva do grupo.

EXERCÍCIOS AVALIATIVOS

Procure observar os objetos que você encontra na sala de sua residência. A partir da observação, proponha, para eles, uma classificação hierárquica.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, você verá uma introdução à Biogeografia, as principais teorias biogeográficas e um histórico acerca delas. Você verá também que é através da Biogeografia que a ciência tenta explicar por que cada região do nosso planeta apresenta uma fauna característica e como esta fauna se distribui tanto no espaço quanto no tempo.

Introdução à Biogeografia

AULA

12

objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer as principais escolas de estudo da Biogeografia.
- Compreender como a distribuição da fauna e da flora do planeta foi abordada ao longo da história da humanidade.

Pré-requisitos

Disciplina:
Diversidade dos Seres Vivos.

Disciplina:
Dinâmica da Terra.



INTRODUÇÃO



A seguir serão apresentados uma introdução à Biogeografia, as principais teorias biogeográficas e um histórico acerca delas.

Desde o seu surgimento, o ser humano preocupa-se com os animais e as plantas. A preocupação deve-se não só à sua grande curiosidade, mas também à necessidade de saber onde e quando encontrar alimento, à necessidade de reconhecer as áreas ocupadas por predadores etc.

Você já reparou que diferentes regiões da Terra possuem tipos diferentes de plantas e animais? Saiba que não é tão fácil explicar esta diversidade. É através da **Biogeografia** que o ser humano tenta compreender a distribuição dos organismos, tanto no espaço quanto no tempo.

O QUE É BIOGEOGRAFIA?

A **BIOGEOGRAFIA** é a ciência que estuda a distribuição dos seres vivos no espaço e no tempo, procurando compreender seus diferentes padrões de ocorrência sobre a superfície terrestre e por que a composição da **BIOTA** se diferencia de uma região para outra. Portanto, a Biogeografia estuda a história evolutiva e os fatores determinantes da disposição dos organismos em uma ou mais regiões.

Geralmente, o estudo da distribuição dos vegetais sobre a superfície terrestre é denominado **Fitogeografia**, e o dos animais, **Zoogeografia**. Essa divisão é freqüentemente utilizada pelos pesquisadores e pode ser encontrada em livros e artigos sobre o assunto.

As histórias dos seres vivos são semelhantes e seguem os seguintes passos: origem, expansão, redução e extinção. Ao longo da história da Terra, foram surgindo milhões de formas de vida. Muitas delas extinguíram-se em diferentes épocas, restando apenas alguns fragmentos ou fósseis de algumas poucas formas. Embora pequenos e fragmentados, os registros fossilíferos fornecem dados sobre o meio ambiente no passado: como era o clima, tipo de vegetação predominante, **ETOLOGIA** da espécie etc.

BIOGEOGRAFIA

Do grego *bios* = vida + *geographía* = descrição da Terra.

BIOTA

Combinação da fauna e da flora de uma determinada região geográfica.

ETOLOGIA

Área da Biologia, criada por Karl von Frisch, Konrad Lorenz e Nikolas Tinbergen, que estuda comparativamente o comportamento dos animais.

Para se compreender a distribuição de um táxon, é necessário conhecer:

■ sua história;

■ sua relação com os demais seres vivos (Relacionamento Filogenético);

- os fatores climáticos atuais (Climatologia);
- a composição química do solo onde vivem;
- os eventos geológicos que determinaram a sua área atual de distribuição (Geologia);
- os registros fósseis de seus antecedentes, se houver (Paleontologia);
- o tipo de região que ele ocupa e
- seus predadores, parasitas etc.

O número total de espécies, segundo alguns pesquisadores, é estimado em 5 milhões, e, segundo outros, em 30, 50 ou até 80 milhões. O importante é que cada táxon ocupa uma região geográfica determinada. Quais os fatores que determinaram sua distribuição? Quais são seus parentes? Quem são seus ancestrais? Com base nestas questões, é possível conceituar a Biogeografia como Ciência Histórica e de Síntese.

A Biogeografia é uma ciência intimamente relacionada à Ecologia, à Biologia de Populações, à Biologia Evolutiva, às Geociências, à Botânica, à Zoologia, ao Cladismo e à Geografia Física. Como você deve ter percebido, é muito importante conhecer as localizações dos continentes, das montanhas, dos desertos, dos lagos, das grandes ilhas e dos mares, pois a distribuição dos seres vivos pode estar relacionada a fatores ecológicos ou históricos. Também são imprescindíveis aos biogeógrafos as informações geológicas acerca da formação e da localização dos continentes e das ligações terrestres, no passado. Além disso, as informações a respeito dos padrões de semelhança entre os seres vivos auxiliam a interpretar e corroborar eventos geológicos.

O estudo das distribuições geográficas dos seres vivos pode ser classificado, segundo seu enfoque, em três ramos:

- Biogeografia Descritiva.
- Biogeografia Ecológica.
- Biogeografia Histórica.

LOCALIDADE

Local geográfico particular onde população de uma determinada espécie vive atualmente.

ÁREA

A Área de distribuição de uma espécie é a área geográfica geral onde todas as populações dessa espécie naturalmente ocorrem.

COSMOPOLITA

Diz-se das espécies que se espalham pela maior parte do globo.



**AUGUSTIN PYRAME
DE CANDOLLE
(1778-1841)**

Botânico suíço, fez distinção entre Biogeografia Ecológica, com maior atenção à distribuição de organismos e à relação com os meios físicos e bióticos, e Biogeografia Histórica, que é a reconstrução da origem, dispersão e extinção de táxons e biotas. Este autor definiu também as noções de Endemismos (vide próxima aula) e Regiões Biogeográficas.

Biogeografia Descritiva

Nesse ramo, o interesse principal é a documentação das **LOCALIDADES** de ocorrência e das **ÁREAS** de distribuição dos táxons, o estudo e a formação de um banco de dados acerca da composição taxonômica para as regiões geográficas e a formulação de **Regiões Zoogeográficas**, regiões ou reinos de animais, e de **Regiões Fitogeográficas**, regiões ou reinos de plantas.

Embora alguns táxons sejam **COSMOPOLITAS**, a área de distribuição da grande maioria das espécies é restrita a uma determinada região. Alguns biogeógrafos pioneiros constataram que ambientes ou habitats semelhantes ocorrem em diversas localidades do mundo, largamente separadas entre si, como é o caso do cerrado, na América do Sul, e da savana, na África. Eles também constataram que as espécies que ocorrem em cada um deles são mais intimamente relacionadas com espécies que ocupam outros habitats do que com espécies que ocorrem em habitats semelhantes em regiões geográficas diferentes. Por exemplo, o tatu na América do Sul e o pangolim na África ocupam os mesmos habitats e são relacionados entre si. O mesmo ocorre com os peixes que têm pulmões, que habitam ambientes de água doce na África e América do Sul.

Eles constataram, também, que muitos táxons apresentavam padrões de distribuição mais ou menos semelhantes. Isto permitiu a delimitação das diferentes regiões geográficas, tarefa que teve início com a divisão da Terra em 20 regiões, proposta por **DE CANDOLLE**. Atualmente, estão em torno de 35 as regiões delimitadas por fitogeógrafos.

Já as seis Regiões Zoogeográficas, reconhecidas por Alfred Wallace, são ainda amplamente aceitas hoje.



Geralmente, *habitats* correspondentes (semelhantes) apresentam espécies que são, por convergência, semelhantes em suas adaptações.

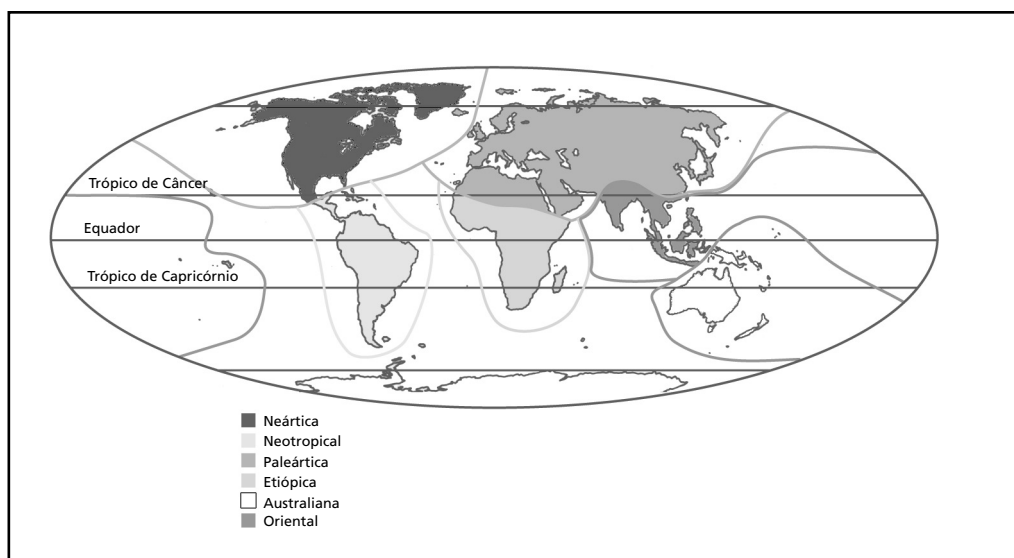


Figura 12.1: Regiões zoogeográficas.

Como todos os oceanos são ligados, a sua separação em regiões biogeográficas não é tão clara. Além disso, existem diferenças muito grandes de profundidade, fazendo com que regiões costeiras muitas vezes sejam separadas em províncias como, por exemplo, a Província Caribenha que cobre toda a costa Leste e Norte do Brasil e o Mar do Caribe, e a Província Patagônica que se estende do Rio Grande do Sul até o Sul da Argentina.

Mares profundos, por outro lado, são difíceis de serem classificados em províncias, pois as condições ambientais e a continuidade destes fazem com que se reconheça apenas diferenças entre os oceanos.



Figura 12.2: Províncias marinhas.

Biogeografia Ecológica

É o estudo dos fatores atuais que influenciam a distribuição dos organismos, como:

- as condições físicas do ambiente e suas interações bióticas;
- a dispersão dos organismos (geralmente em nível individual ou de população) e os mecanismos que mantêm ou modificam essa dispersão;
- a dinâmica da biota como unidade ecológica.

Quando se fala em distribuição ecológica, tem-se em vista o comportamento de alguma variável **abiótica**, como temperatura, pH, salinidade etc., ou **biótica**, como disponibilidade de alimento, de refúgios, de sítios para a reprodução etc. Por exemplo, muitos organismos apresentam um aumento da sua população (picos de abundância) entre certos intervalos de temperatura, os quais podem ser mais amplos ou mais restritos. Quando um organismo se distribui em um amplo intervalo de temperatura, ele é denominado **Euritérmico**. Quando sua distribuição é restrita, denomina-se **Estenotérmico**. Dessa forma, a distribuição de uma espécie ou população está relacionada ao comportamento esteno (estrito) ou euri (amplo) de seus indivíduos com relação a cada um dos componentes de seu ambiente (**Figura 12.3**).

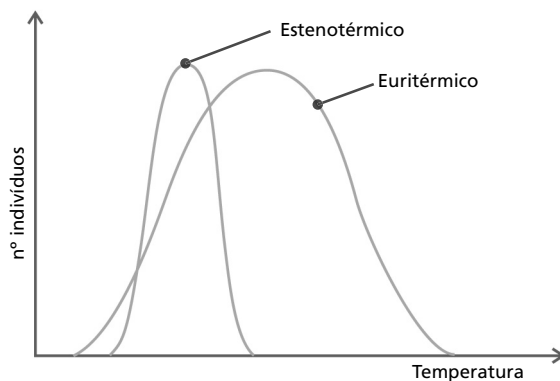


Figura 12.3: Gráfico de tolerância à temperatura (euritérmico – estenotérmico): número de indivíduos (abundância) X temperatura.

INTERAÇÕES INTERESPECÍFICAS

Ver disciplina, Elementos de Ecologia e Conservação.

A Biogeografia Ecológica interpreta a distribuição dos seres vivos como consequência de eventos contemporâneos, como, por exemplo, as **INTERAÇÕES INTERESPECÍFICAS** e a distribuição de habitat. Esse ramo da Biogeografia tenta responder à seguinte questão: por que um determinado local pode apresentar mais ou menos espécies ou formas de vida que outros lugares?

Biogeografia Histórica

É o estudo da distribuição espacial e temporal dos organismos (geralmente em nível de táxon). A biogeografia histórica interessa-se pela origem e relacionamento entre biotas, procurando saber por que duas ou mais espécies vivem confinadas a certas regiões ou áreas. Ela baseia-se em causas históricas (**TECTÔNICA DE PLACAS**, **DERIVA CONTINENTAL**, junção etc.) para explicar a distribuição atual dos organismos. Para tratar dessas causas, esse ramo da Biogeografia depende de uma análise cladística correta e apóia-se em informações da Geologia e da Paleontologia.

Por exemplo, atualmente, a distribuição das aves **RATITAS**, que incluem o avestruz africano (Struthionidae), as emas (Rheidae) e os inhambus (Tinamidae) sul-americanos e o emu (Dromiceidae), casuares (Casuariidae) e kiwi (Apterygidae) da Região Australiana, é explicada pela hipótese de deriva continental (Figura 12.4).

TECTÔNICA DE PLACAS E DERIVA CONTINENTAL

Ver disciplina,
Dinâmica da Terra.

RATITAS

Aves com esterno
desprovido de carena.

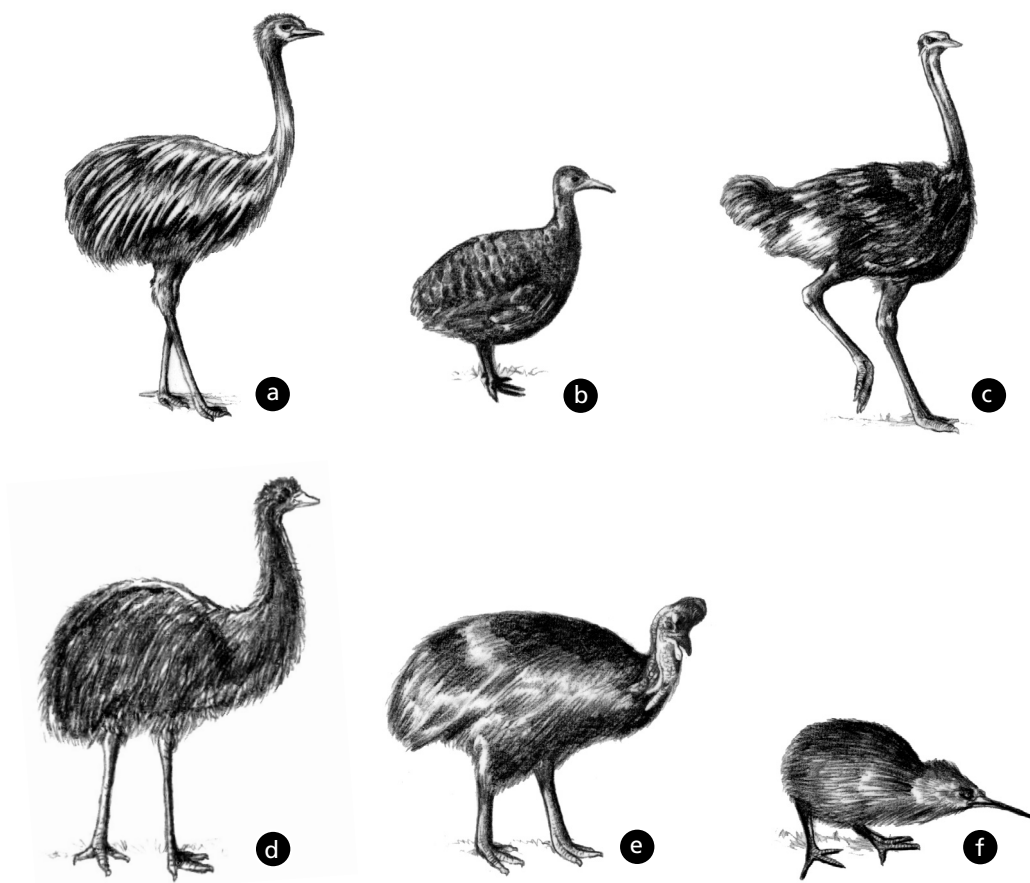


Figura 12.4: Aves ratitas: (a) ema (América do Sul); (b) inhambu (América tropical); (c) avestruz (África); (d) emu (Austrália); (e) casuar (Austrália e Nova Guiné) e (f) - kiwi (Nova Zelândia).

Tomemos como exemplo o monstro-de-gila (*Hemoderma*), do sudoeste dos Estados Unidos e do México; o lagarto *Lanthanotus*, peculiar de Bornéu e os lagartos-monitores (*Varanidae*), ocorrentes nos trópicos da África, Ásia e Austrália (Figura 12.5). O lagarto de Bornéu já foi considerado como próximo (aparentado) do monstro-de-gila. Através de uma análise filogenética realizada mais recentemente, verificou-se que *Lanthanotus* é aparentado com os lagartos-monitores e não com o monstro-de-gila. Para compreender o padrão de distribuição de um grupo formado pelo lagarto de Bornéu e pelo monstro-de-gila (México), era necessária uma explicação extraordinária. Contudo, com a constatação do parentesco entre o *Lanthanotus* e os lagartos-monitores, ocorrentes em Bornéu e África, Ásia e Austrália, respectivamente, o padrão de distribuição deste grupo passou ser explicado pela hipótese de deriva continental.



É importante ressaltar que só faz sentido tentar explicar o padrão de distribuição de táxons monofiléticos. Isto porque os grupos não monofiléticos representam agrupamentos artificiais, os quais podem ser agrupados de diversas formas diferentes, como visto nas Aulas 10 a 12.

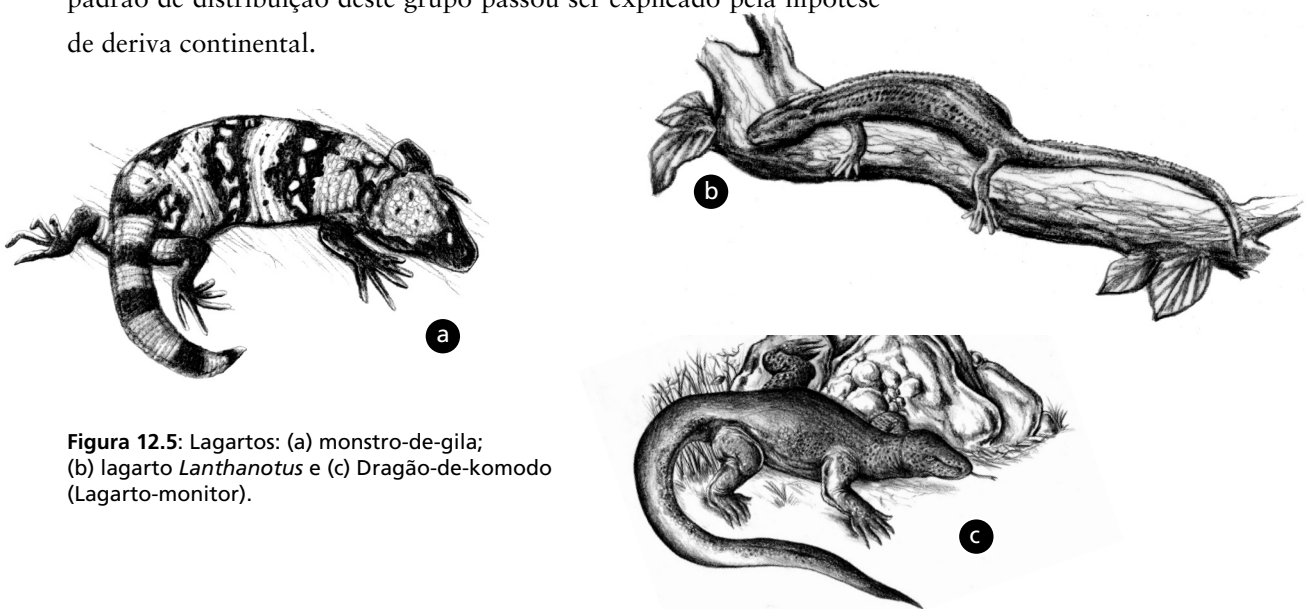


Figura 12.5: Lagartos: (a) monstro-de-gila; (b) lagarto *Lanthanotus* e (c) Dragão-de-komodo (Lagarto-monitor).

Considerando tais explicações acerca da distribuição dos seres vivos, pense nas seguintes questões:

- Por que há mais espécies nos trópicos que nos pólos?
- Por que duas ou mais espécies vivem confinadas em certas regiões?
- Por que elas vivem nessas áreas e não em outras?

Você pode considerá-las como norteadoras das investigações em biogeografia histórica.

PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO DOS SERES VIVOS

A distribuição, em Biogeografia, tem um sentido mais amplo. Podemos entendê-la como a gama de locais na qual a espécie ou táxon encontra sua delimitação de área.

Veja o **Quadro 12.1**. Nele estão relacionados os processos que interferem na distribuição dos seres vivos. Esses processos podem agir em um nível ecológico, definindo o padrão de distribuição individual, ou em um nível histórico, definindo o padrão de distribuição de um táxon.

Quadro 12.1: Processos que explicam o padrão de distribuição dos seres vivos.

Escala	Padrão	Processo
Local: nível Ecológico	Distribuição individual	Tolerância e adequação ao meio; Capacidade intrínseca de dispersão; Fatores externos que favorecem a dispersão; Fatores externos que impedem a dispersão.
Global: nível Histórico	Distribuição de táxons distintos	Mudanças tectônicas; Especiação; Inter-relações genealógicas; Extinção.

O robalo (*Centropomus spp.*), por exemplo, é um peixe neotropical com distribuição na Costa Atlântica, desde o sul dos Estados Unidos até o Uruguai (Biogeografia Histórica). Embora algumas espécies desovem em estuários e lagoas costeiras, outras apresentam um comportamento de subir rios para oviposição (piracema). Estas espécies que sobem rios podem ser denominadas eurialinas (Biogeografia Ecológica).

Com relação à diversidade e distribuição de animais e plantas, a Biogeografia tenta responder a várias questões, tais como:

- Por que existe tanta diversidade e quais as razões para a variação dos padrões de ocorrência de diferentes espécies?
- Por que existem tantas espécies de besouros?
- Por que as diferentes espécies de besouros apresentam diferentes padrões de distribuição geográfica, isto é, algumas estão amplamente distribuídas, enquanto outras estão restritas a poucas ou a uma única localidade?
- Por que existe apenas uma espécie de anta na América do Sul?



A sigla *spp.*, utilizada após o nome de um táxon supra-específico, informa que tal táxon é constituído por mais de uma espécie.



Como você pode perceber, em alguns casos, para a compreensão dos padrões de distribuição de seres vivos, tanto os processos históricos quanto ecológicos devem ser considerados.

- Por que o mico-leão-dourado só é encontrado no Brasil?
- Por que existem diferentes espécies de capim?
- Por que existem mais espécies de borboleta na Região Neotropical do que na Paleártica?

HISTÓRICO DOS PERÍODOS DA BIOGEOGRAFIA

Com relação à distribuição da biota sobre a superfície terrestre e às concepções que se fez acerca dela, biota, encontramos referências em diferentes mitos, contos e lendas presentes em diferentes religiões.

Nela encontra-se a idéia de que os seres vivos (animais, plantas e homens) surgiram em uma única região da Terra, dispersando-se, a partir dessa região, para ocupar toda a superfície habitável. Por três vezes se afirma esta tese:

- no mito do Jardim do Éden;
- no mito do Dilúvio de Noé;
- no mito da Torre de Babel.

Apresentaremos agora estes três mitos, com citações de algumas passagens do **PENTATEUCO**.



Você sabia que a mais antiga teoria biogeográfica, e que mais tempo durou, já aparece na Bíblia, no Livro do Gênesis?

PENTATEUCO

Os cinco primeiros livros do Velho Testamento.

O Mito do Jardim do Éden ou Paraíso Terrestre

No ato da criação, Deus colocou, no Jardim do Éden, todas as plantas e animais e o primeiro casal humano. Essa é a primeira vez que a Bíblia adota o conceito de **CENTRO DE ORIGEM E DISPERSÃO DAS ESPÉCIES**. O Jardim do Éden é o local onde as espécies se originaram e a partir do qual se dispersaram, após o pecado original e a expulsão do primeiro casal humano do paraíso terrestre.

CENTRO DE ORIGEM E DISPERSÃO DAS ESPÉCIES

Local onde surgem as espécies e a partir do qual elas se dispersam para outros locais.

⁷ então Javé Deus plasmou o homem com o pó da terra e soprou em suas narinas um hálito de vida, e assim o homem se tornou um ser vivo.

⁸ Depois Javé Deus plantou um jardim no Éden, ao leste, e ali colocou o homem que havia plasmado. ⁹ Javé Deus fez germinar do solo toda espécie de árvores atraentes à vista e boas de comer, e a árvore da vida no meio do jardim e a árvore do conhecimento do bem e do mal.

¹⁹ Então Javé Deus plasmou ainda da terra todas as feras da planície e todos os pássaros do ar e os levou ao homem, para ver como os chamaria; e da maneira como o homem chamasse a todo ser vivo, este deveria ser o seu nome.

²¹ Então Javé Deus fez cair um sono profundo sobre o homem, que adormeceu; tirou-lhe uma das costelas e encheu de carne aquele lugar.

²² Javé Deus construiu a costela, que havia tirado do homem, com ela formando uma mulher, e a levou ao homem. (Gênesis 2)

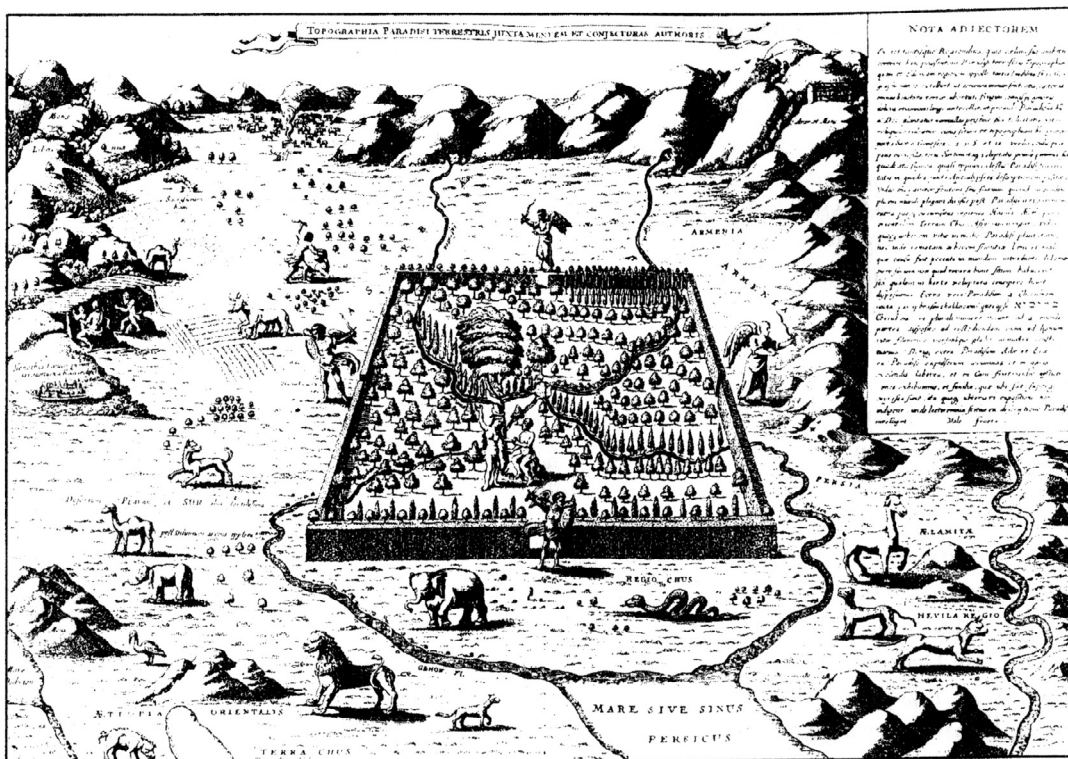


Figura 12.6: Jardim do Éden (segundo Athanasius Kircher, 1675).

Estas passagens foram utilizadas por vários pesquisadores para afirmar que as espécies se originaram do Éden e de lá se dispersaram, ocupando toda a superfície da Terra.

Embora o homem tenha sido colocado, por Deus, no Jardim do Éden, para que o cultivasse e o guardasse, segundo **Papavero, Teixeira & Llorente-Bousquets** (1997), outra lição que se pode tirar dessas passagens da origem da humanidade é a de que “a taxonomia e a nomenclatura foram as primeiras atividades do homem, e por ordem divina”. Coube a Adão a tarefa de nomear os seres vivos.

O Mito de Noé ou Dilúvio Universal

O mito do Dilúvio de Noé, assim como o da Criação, é extremamente antigo. O relato do dilúvio influenciou, até pelo menos o século XVIII, o pensamento biogeográfico do ocidente. O dilúvio envolveu uma destruição mundial causada por uma inundação catastrófica. Esta inundação, aparentemente, destruiu apenas os animais terrestres que respiram ar atmosférico e que não estavam na arca.

²⁰ As águas ultrapassaram de quinze côvados os montes que haviam coberto. ²¹ E pereceu toda carne que se move na terra: pássaros, animais e feras e todos os seres que enxameiam sobre a terra e todos os homens. ²² Morreu todo ser que tem um sopro de vida nas narinas, dentre tudo aquilo que existe sobre a terra enxuta. ²³ Assim foi exterminado todo ser existente sobre a terra: junto com os homens, os animais domésticos, os répteis e os pássaros do céu; foram eles exterminados da face da terra e ficou só Noé e quem estava com ele na arca. (Gênesis 7)

Segundo o relato do dilúvio, Noé só levou plantas para alimentação. Não levou nem peixes e nem outros animais aquáticos. Isso indica que:

■ ou os hebreus, provavelmente, acreditavam na geração espontânea de plantas e animais. Nesse caso, plantas e animais aquáticos, assim como todas as outras formas inferiores de vida, que não se reproduzem como os vertebrados terrestres, teriam se extinguido e renascido por geração espontânea;

■ ou muitas plantas e animais aquáticos sobreviveram ao dilúvio. Nesse caso, existiria uma grande contradição, uma vez que, segundo o relato, todo ser existente foi exterminado, restando somente Noé e os que estavam na arca.

A prova de que, tendo secado o solo, as plantas ressurgiram novamente ou sobreviveram ao dilúvio, encontra-se na própria Bíblia. Segundo o relato do Fim do Dilúvio, uma folha (que a tradição disser a de uma oliveira) foi trazida a Noé pela pomba que ele libertou antes de ter saído da arca.

¹⁰ Esperou outros sete dias e de novo soltou a pomba para fora da arca, ¹¹ e a pomba voltou a ele pela tardinha, e eis que trazia um ramo novo no bico; assim Noé compreendeu que as águas se haviam retirado da terra. (Gênesis 8)

Pela segunda vez, a Bíblia adota a idéia de centro de origem e dispersão. A partir do ponto em que a arca parou, no monte Ararat (Armênia), os animais, salvos na arca, voltaram a se multiplicar e a ocupar a superfície terrestre.

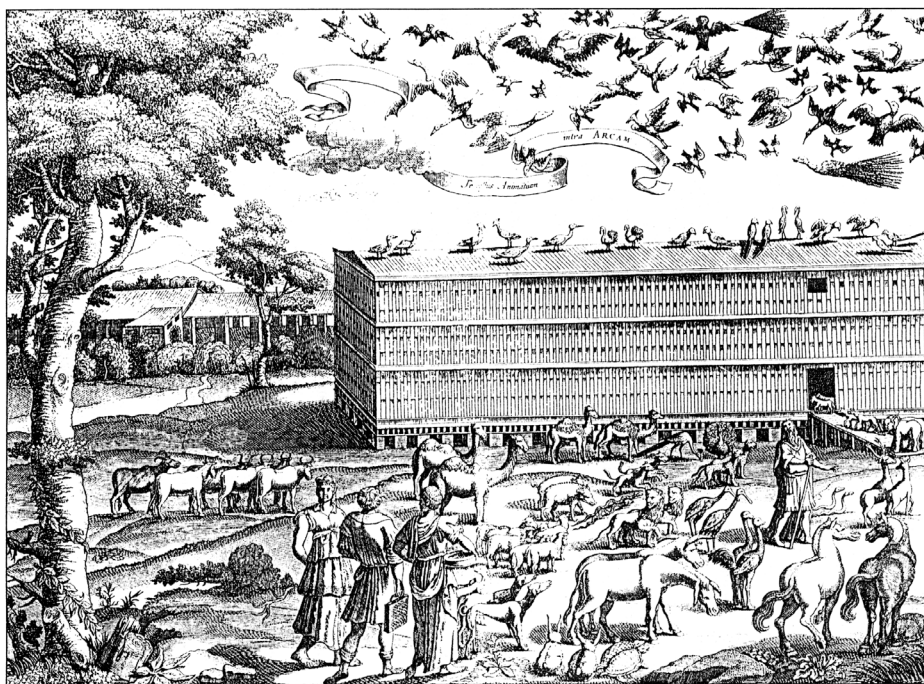


Figura 12.7: Arca de Noé (segundo Athanasius Kircher, 1675). Os animais ingressando na arca.

Depois do dilúvio, os filhos de Noé, Sem, Cam e Jafé, povoaram toda a Terra. Surge, então, a primeira idéia acerca do padrão de distribuição dos povos descendentes de um ancestral comum. Os descendentes de Sem ocuparam a região central da Eurásia (povos morenos), os de Cam, a região meridional da Eurásia mais ao norte da África (povos com pele mais escura e os negros) e os de Jafé, a região setentrional da Eurásia (povos de pele clara e cabelos louros do norte).

O mito da Torre de Babel

Como surgiram tantos povos, com tantas línguas diferentes e até com cores de pele e de cabelo diferentes? A explicação a essa questão é dada pelo mito de Babel, no qual, pela terceira vez, a Bíblia adota a idéia de centro de origem e dispersão.

¹ Toda a terra tinha uma só língua e palavras iguais. ² E aconteceu, ao andarem pela parte do Oriente, que os homens chegassem a uma planície do país Shin'ar e aí se estabeleceram. ³ E disseram uns aos outros: 'Eia! Façamos para nós tijolos e cozamo-los ao fogo!' O tijolo serviu-lhes de pedra e o betume, de argamassa. ⁴ Depois disseram: 'Eia! Vamos construir para nós uma cidade e uma torre, cujo cimo esteja no céu, e façamos para nós um nome, para não sermos espalhados pela superfície de toda a terra'. ⁵ Mas Javé desceu para ver a cidade e a torre que os filhos do homem estavam construindo. ⁶ E disse Javé: 'Eis que são um só povo e todos têm uma só língua; este é o princípio da sua obra, e agora nada que projetaram ser-lhes-á impossível. ⁷ Vamos! Desçamos e confundamos-lhes as línguas, de tal sorte que eles não compreendam mais a língua um do outro'. ⁸ E dali Javé os dispersou pela superfície de toda a terra; e eles pararam de construir a cidade. ⁹ Por isso foi chamada Babel, porque ali Javé confundiu a língua de toda a terra e dali Javé os dispersou pela superfície de toda a terra. (Gênesis 11)



Figura 12.8: Frontispício da Turris Babel (segundo Athanasius Kischer, 1679). Em primeiro plano, Nemrod contempla o plano da Torre de Babel. Acima, o olho divino lança os raios de sua cólera sobre insolente construção.

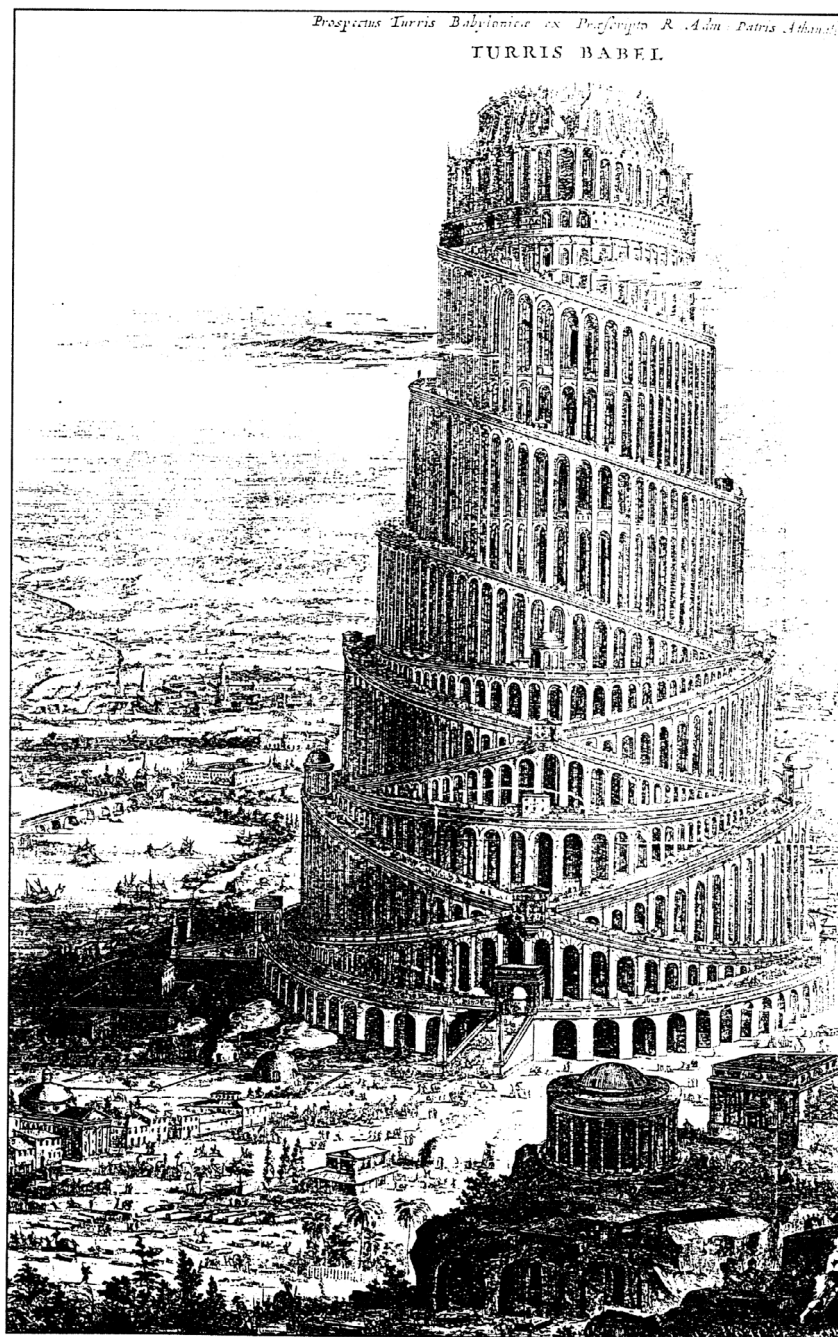


Figura 12.9: A Torre de Babel (segundo Athanasius Kischer, 1679).

E assim, a partir desse único ponto (um novo centro de origem e dispersão, com diferenciação) e de um único povo, os descendentes de Noé dispersaram-se, por migração, e se diversificaram morfológicamente (por influência do meio e pela herança de caracteres adquiridos), originando os diferentes povos. Tal idéia acerca do padrão de distribuição do ser humano perdurará por muitos séculos no pensamento biogeográfico.

RESUMO

Nesta aula, você viu que a biogeografia é o estudo das distribuições geográficas dos seres vivos no planeta, podendo ser classificada, segundo seu enfoque, em Biogeografia Descritiva, Ecológica e Histórica. Na Biogeografia Descritiva, o interesse é o reconhecimento de onde estão os táxons e qual sua área de distribuição. A Biogeografia Ecológica se preocupa com os fatores ambientais atuais que influenciam a distribuição dos organismos. Finalmente, a Biogeografia Histórica se concentra no estudo da distribuição espacial e temporal dos organismos, procurando perceber qual a causa histórica que leva duas ou mais espécies a viverem confinadas em determinadas regiões.

Você aprendeu que desde tempos remotos os seres humanos têm-se preocupado em entender a distribuição dos organismos no planeta. A Bíblia traz alguns indícios. Mitos como o do Jardim do Éden, a Arca de Noé e a Torre de Babel procuram explicar a dispersão dos organismos a partir de centros de origem.

EXERCÍCIOS AVALIATIVOS

Procure levantar alguns casos, na literatura de ficção ou em filmes, em que são abordados temas como centros de origem e dispersão de organismos (inclusive humanos).

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, será dada continuidade ao histórico sobre o pensamento humano e a distribuição geográfica dos organismos. Com isso, serão apresentadas as primeiras teorias, ditas científicas, para explicar os padrões de distribuição.

Períodos biogeográficos

AULA

13

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer as principais teorias científicas sobre a Biogeografia com um enfoque histórico.

Pré-requisito

Aula 12:
Introdução à Biogeografia.



INTRODUÇÃO

Como já dissemos, em aulas anteriores, o ser humano tem sempre tentado explicar a distribuição geográfica de animais e plantas. Dando continuidade ao histórico dos períodos da biogeografia, iniciado na aula anterior, você agora vai conhecer as principais teorias biogeográficas.

A história da Biogeografia, por questões didáticas, foi dividida em três fases:

- Período Clássico ou pré-Darwiniano-Wallaciano.
- Período Darwiniano-Wallaciano.
- Período Moderno ou Contemporâneo.

PERÍODO CLÁSSICO OU PRÉ-DARWINIANO-WALLACIANO (1760-1860)

Você lembra do período das Grandes Descobertas? Pois bem, foi com as grandes expedições do século XV que se começou a perceber a existência de espécies muito diferentes e de algumas similares àquelas conhecidas na Europa. Em meados do século XVI, López Medel, ao perceber que nas Índias (local fora da Europa onde viviam homens não-europeus) existiam espécies que não se achavam em nenhum outro lugar, estabeleceu os primórdios dos conceitos biogeográficos fundamentais.

O padre **Joseph d'Acosta (1540-1600)**, profundamente influenciado pela Bíblia, foi um dos primeiros a dar explicações para a ocorrência do homem e dos animais nas Américas, em sua *História Natural e Moral das Índias*. Segundo ele, o homem chegou às “Índias” porque, em algumas partes, as terras se juntavam. Como a possibilidade de se aceitar um ato de criação múltipla dos seres vivos era totalmente refutada pelo padre d'Acosta, a presença do homem nas Américas e a ocorrência das espécies americanas são explicadas a partir de migrações graduais.

Em 1744, Linnaeus, pai da Classificação Taxonômica como visto nas aulas anteriores, publicou, em seu *Discurso sobre o aumento da Terra habitável*, a primeira grande teoria biogeográfica moderna. Ele acreditava que os continentes teriam surgido dos mares e que todas as espécies foram criadas por Deus em um local previamente definido (Jardim do Éden). Para explicar a ocorrência de organismos nos locais de clima frio e nos de clima quente, ele propôs uma ilha tropical num mar primitivo (segundo Santo Agostinho, trata-se do Monte Ararat), onde todas as espécies apareceram, por criação divina. As espécies que requeriam um clima frio habitavam o cume de uma montanha e as que necessitavam de climas mais quentes, o sopé. Mais tarde, quando as águas se retiraram e as terras emergiram, as espécies moveram-se e dispersaram-se gradualmente para diferentes áreas, mais propícias à sua sobrevivência.

Como você já deve ter notado, a idéia de centro de origem e dispersão mantêm-se neste período. A partir de estudos comparativos entre a fauna e a flora do velho e do novo mundo, alguns naturalistas constataram que “não se encontrava uma única espécie em comum” (**LEI DE BUFFON**). O **COMTE BUFFON** não questionou a idéia de centro de origem e dispersão, e sim a idéia criacionista de que todas as espécies foram independentemente criadas e são imutáveis. Para ele, os organismos eram capazes de evoluir, mudar, quando se movimentavam, dispersando-se de seu local de origem para outros lugares.



**GEORGE-LOUIS
LECLERC**

**"COMTE DE
BUFFON"**

(1707-1788)

O Período Clássico foi caracterizado pela publicação de vários volumes sobre história natural, entre 1749 e 1804, de autoria de Buffon. Estas obras sumarizaram todas as informações acerca da história natural, incluindo aspectos geológicos e biológicos.

ENDEMISMO

Ocorrência de uma dada espécie em uma determinada área geográfica. Quando descrevemos a área de distribuição de uma espécie ou táxon e tentamos compará-la com a de outra espécie, geralmente temos apenas duas alternativas: ou as espécies estão restritas a uma mesma área (espécies simpátricas) ou elas ocupam áreas totalmente diferentes (espécies alopatricas).

ESTAÇÃO E HABITAÇÃO

Segundo De Candolle, estação corresponde à natureza do local onde cada espécie vive. As estações (local-nicho) eram determinadas unicamente por causas físicas ou externas (temperatura, luz, água, solo, ar etc.). Habitação corresponde ao local de onde o organismo é nativo. As habitações (local-área geográfica) eram determinadas por eventos geológicos.

Ainda neste período, outro naturalista que deu uma importante contribuição à Biogeografia foi De Candolle. Foi ele quem fez a distinção entre Biogeografia Ecológica, com maior atenção à distribuição de organismos e à relação destes com os meios físicos e bióticos, e Biogeografia Histórica, que focaliza a reconstrução da origem, dispersão e extinção de táxons e biotas. Ele criou os conceitos de **ENDEMISMO** e de regiões biogeográficas e, também, os de **ESTAÇÃO** e **HABITAÇÃO**, os quais não estão em uso atualmente.

As teorias de De Candolle concordavam com as de Linneus, mas não em todos os pontos. Se para Linneus a dispersão, a partir do Paraíso, explicava toda a presente distribuição dos seres vivos, para De Candolle, ela explicava apenas uma pequena parte.

Já para Buffon, a dispersão explicava a existência de diferentes espécies em diversos locais, também discordando de De Candolle, para quem a dispersão explicava a existência das mesmas espécies em diferentes áreas.

Os resultados do período clássico foram sumariados por Charles Lyell (1797-1875) em seu livro *Princípios de Geologia*.

Este trabalho e as idéias de De Candolle foram muito influentes nos países de língua inglesa e inspiraram desenvolvimentos posteriores, incluindo os trabalhos de Charles Darwin, como você verá a seguir.

PERÍODO DARWINIANO-WALLACIANO (1860-1960)

Em sua teoria biogeográfica, Darwin simplesmente aceitou as idéias de De Candolle acerca da existência das habitações. Darwin negava que duas regiões ou áreas continentais pudessem estar mais relacionadas entre si do que com qualquer área de outro continente. Para ele, os padrões de distribuição se deviam à dispersão, e as inter-relações somente podiam se estabelecer entre áreas do mesmo continente.

A idéia dispersionista que dominou a Biogeografia Histórica, durante esse período, sustentava que as biotas eram produtos de sucessivas ou progressivas dispersões através de **BARREIRAS** existentes.

BARREIRA

Representa qualquer fator climático ou topográfico, ou uma combinação de fatores que impossibilitem a distribuição de um organismo. Na verdade, as barreiras não são os fatores hostis do ambiente, mas a própria fisiologia da espécie, que se tornou adaptada a um limitado espectro de fatores ambientais. Nesse sentido, a espécie é prisioneira de sua própria história evolutiva.

Wallace utilizou a teoria evolutiva para explicar endemismos e regiões biogeográficas. Ele acreditava que, através de seleção natural, espécies dominantes de plantas e animais, que ocorriam em pequenos centros de origem, se dispersavam e se diversificavam na procura de outras áreas. As explicações de Wallace baseavam-se na seguinte teoria: as maiores características geográficas da Terra, como os continentes e os oceanos, foram sempre estáveis, durante a evolução e a dispersão dos seres vivos. Para Wallace, existiam **rotas de dispersão** comuns, trajetórias de dispersão coincidentes determinadas por migração, denominadas pontes oceânicas. Tais rotas explicavam os eventos espetaculares de dispersão massiva.

Os princípios essenciais das idéias dispersionistas foram:

- A história das regiões consiste em grandes integrações de biotas **ALOCRÔNICAS** e de procedência diversa ou na substituição de uma biota dominante por outra.
- Para tanto, a origem das espécies que formam as biotas se localizam em uns poucos, se não em um só, centro de origem.

ALOCRÔNICO

Do grego *allós* = diferente, um outro + *cronikós* = relativo a tempo. Que ocorrem em épocas diferentes.

EURÁSIA

Supercontinente que englobava os atuais continentes da Europa e da Ásia.

Observe que a idéia de centro de origem e dispersão também prevaleceu na Biogeografia de Darwin e de Wallace. Eles consideravam que as espécies se originavam em um centro, a partir do qual alguns indivíduos logo se dispersavam por acaso e, posteriormente, evoluíam pela seleção natural. Para Darwin e Wallace, os centros de origem se localizavam na **EURÁSIA**. Eles achavam que essas regiões, por apresentarem instabilidade ambiental e grandes populações, com maior área de distribuição, favoreciam a formação de espécies ou linhagens dominantes. Nesta teoria, as espécies mais recentes deslocavam as espécies mais antigas ou primitivas para a periferia dos centros de origem. Por acreditarem na estabilidade dos continentes, Darwin e Wallace foram levados a explicar a ocorrência de organismos em áreas geográficas isoladas (padrões de disjunção de distribuição) como sendo resultado da dispersão através de barreiras existentes.

No século XX, as idéias dispersacionistas avançaram até sua segunda metade. Os principais herdeiros e difusores destas idéias foram Matthew, Darlington, Mayr e Simpson. Eles buscavam os centros de origem e as rotas de migração entre as diferentes áreas biogeográficas. Para isto, havia necessidade de hipóteses fantásticas e que não podiam ter apoio na Geologia, como, por exemplo, estreitas pontes de terra atravessando oceanos. A distribuição de táxons corresponde à capacidade de dispersão que eles possuem e esta varia muito de grupo para grupo.

A teoria da Tectônica de Placas e Deriva Continental, introduzida por **ALFRED WEGENER**, em 1912, foi aceita amplamente pelos geólogos, apenas no final da década de 1960 e início de 1970. Isto fez com que os biogeógrafos históricos repensassem muitos padrões de distribuição de seres vivos. Obviamente, o movimento de grandes massas de terra e oceanos resultou em importantes movimentos de biotas.



ALFRED WEGENER
(1880-1930)

Meteorologista
alemão.

PERÍODO CONTEMPORÂNEO OU MODERNO

– A PARTIR DE 1960

Foi com a redescoberta da moderna teoria da **Deriva Continental** / **Placas Tectônicas** que teve início este período. De acordo com ela, as maiores características geológicas são instáveis.



A moderna explicação biogeográfica sugere que a vida no nosso planeta evoluiu como parte da evolução da geografia da própria Terra.

Como você já viu, alguns seres vivos filogeneticamente próximos habitam áreas totalmente separadas atualmente. Explicar a disjunção observada no padrão de distribuição deles havia se tornado um problema bastante interessante.

Desde a década de 1960, a aceitação da teoria de Deriva Continental / Placas Tectônicas, o desenvolvimento de novos métodos para a reconstrução filogenética, a exploração de novos meios de pesquisa em Biogeografia Ecológica e a investigação de mecanismos que limitam a distribuição de espécies deram um novo vigor à Biogeografia. Um bom exemplo disso são as hipóteses que, atualmente, tentam explicar o padrão de distribuição das aves ratitas e dos lagartos de Borneu (*Lanthanotus*) e dos lagartos-monitores. Lembra? Você viu isso na última aula.

Atualmente, encontram-se ainda correntes biogeográficas fundamentadas em hipóteses dispersionistas, tais como a Biogeografia Dispersionista ou Clássica e a Biogeografia Filogenética. Os dispersionistas supõem que se alguns membros de uma espécie ultrapassam uma barreira, é possível que eles prosperem como uma população independente, e que, no decorrer de um determinado tempo, poderão se transformar em uma espécie diferente.

Para explicar o padrão de distribuição dos táxons em escala mundial, os dispersionistas dão mais ênfase à dispersão dos seres vivos do que à movimentação de continentes. Dessa forma, se a deriva continental existiu, foi tão antiga que não afetou os padrões de distribuição, principalmente dos vertebrados.

Biogeografia Dispersionista ou Clássica

■ Essa corrente representa uma herança do pensamento Darwiniano-Wallaciano na Biogeografia. Seus pressupostos teóricos são:

- As espécies surgem nos centros de origem, a partir dos quais se espalham. Os subseqüentes processos de especiação produzem outras novas espécies dentro desses centros.
- As novas espécies formadas se dispersam (de acordo com suas habilidades), deslocando as mais antigas ou mais primitivas para as áreas periféricas ou limites da área de distribuição inicial, afastando-as dos centros de origem.

- No centro de origem encontram-se os representantes mais recentes de um táxon e nele devem ser achados os fósseis mais antigos. A direção de migração é também mostrada pela idade dos fósseis.
- Os centros de origem correspondem às áreas com maior número de espécies.

O fundamental na teoria dispersionista é compreender e reconhecer o centro de origem e dispersão das espécies, que é o principal dogma desta linha de pensamento. Alguns pesquisadores estabeleceram vários critérios para o reconhecimento dos centros de origem. Darlington, mais recentemente, definiu apenas 3 critérios:

- Todos os grupos tendem a se especiar numa área limitada, a qual constitui o Centro de Origem.
- Para duas espécies irmãs originadas de uma espécie ancestral, uma é sempre mais derivada (avançada ou moderna) que a outra.
- O descendente mais derivado ocupa a área do centro de origem e o mais primitivo é deslocado (dispersão) para a periferia da área.

Biogeografia Filogenética

Esta corrente foi desenvolvida por Brundin, tendo como base as proposições de Hennig. Ela foi a primeira escola que inferiu a história biogeográfica de um determinado táxon, a partir de hipóteses filogenéticas desse táxon. É definida como o estudo de táxons monofiléticos, e leva em consideração a **Cladogênese**, **Anagênese**, **ALOPATRIA** (evidência de **VICARIÂNCIA**), **SIMPATRIA** (evidência de dispersão) e os eventos paleogeográficos. Essa escola também está fundamentada na dispersão dos organismos.

ALOPATRIA

A alopatria supõe uma disjunção total entre as áreas de distribuição de espécies diferentes. Espécies que se apresentam totalmente disjuntas são denominadas espécies alopátricas (= alopátricas), como p. ex: ema e avestruz.

VICARIÂNCIA

Mecanismo de evolução em que a área de distribuição de uma espécie ancestral é fragmentada, em duas ou mais áreas, ficando suas subpopulações isoladas geograficamente por uma barreira.

SIMPATRIA

Supõe uma inter-relação entre as áreas de distribuição de espécies diferentes. Podemos distinguir três tipos de distribuição simpátricas (=simpátricas): homopatria (onde existe total congruência entre a distribuição de duas espécies), endopatria (onde uma espécie distribui-se no interior da área ocupada por outra espécie) e alelopatria (onde existe apenas uma área de contato entre a distribuição de duas espécies).

Biogeografia de Vicariância

Ela constitui a parte da Biogeografia Histórica que procura, através dos padrões de distribuição de diferentes grupos de organismos, uma explicação geral da distribuição da biota, tendo como idéia que a evolução das áreas afeta a evolução dos táxons.

As informações acumuladas, até então, começam a indicar que os organismos apresentam um padrão peculiar de distribuição na superfície da Terra.

A partir das décadas de 1960 e 1970, três fatores convergiram para o surgimento da **Biogeografia de Vicariância** como um novo paradigma de Biogeografia Histórica.

São eles:

- O desenvolvimento da **Sistemática Filogenética**, iniciada por Hennig.
- O redescobrimento da teoria da **Deriva Continental/Placas Tectônicas**, de Wegener.
- A crítica, principalmente de **León Croizat (1894-1982)**, ao dispersionismo e à idéia de **centro de origem**.



A hipótese de vicariância pressupõe que áreas de endemismo são formadas a partir das áreas de distribuição geográfica ancestral.

Explicando melhor, isto quer dizer que através do surgimento de uma barreira, uma biota é dividida em duas subpopulações, que possuem diferentes capacidades de dispersão e de colonização. Essa barreira pode originar-se a partir da ruptura de continentes (eventos tectônicos e de deriva continental), ou a partir de outros eventos geológicos, climáticos ou ecológicos, tais como o surgimento de desertos ou o soerguimento de cadeias de montanhas. Essas subpopulações encontram-se em alopatria (isoladas uma da outra) e, através do tempo, começam a se diversificar, formando novas espécies.

Para os vicariantes, as histórias de distribuição de uma biota devem ser congruentes (= coincidentes) com a história geológica do local. Partindo desse princípio, as relações filogenéticas estabelecidas devem revelar também relações geológicas entre áreas e vice-versa.

Nesse caso, a Biogeografia Histórica se preocupa, agora, com a reconstrução da história dos eventos de vicariância que formaram as áreas de endemismos.

Como você pode perceber, a diferença entre dispersão e vicariância encontra-se no relacionamento entre a idade do táxon e a idade da barreira geográfica que limita as áreas. A dispersão sempre prediz que a barreira geográfica é anterior ao surgimento dos táxons. A vicariância prediz que os táxons em duas áreas (ou mais) e as barreiras entre eles são da mesma idade.

A Biogeografia de Vicariância pode ser dividida em **Pan-biogeografia** e **Biogeografia Cladística**.

Pan-biogeografia

As idéias de Croizat foram fundamentais para a **Biogeografia de Vicariância**. Para ele, as biotas evoluem principalmente por vicariância, através das barreiras geográficas, isto é, a Terra e a vida evoluem juntas. Em seu método, Croizat compara as localidades onde ocorre uma determinada espécie ou táxon e as conecta por linhas, denominadas trilhas ou traços. As trilhas formadas podem ser do tipo individual ou generalizada. A conexão de duas áreas de distribuição disjunta (=separadas) corresponde a uma trilha individual. Trilhas generalizadas correspondem à reunião de diversas linhas individuais de táxons, não relacionados filogeneticamente entre si, que coincidem em sua trajetória. As trilhas generalizadas indicam a existência de processos que atuam sobre grupos de táxons de distribuição geográfica semelhante, que possuem uma causa em comum, a vicariância.

Biogeografia Cladística

A Biogeografia Cladística é um enfoque geral da biogeografia histórica que iniciou com a combinação de alguns aspectos da Pan-biogeografia de Croizat e a Cladística Hennigniana. Essa escola comumente utiliza cladogramas de áreas, que supostamente coincidem com os eventos de especiação num cladograma de grupos. Cladogramas gerais de áreas podem ser derivados por justaposição de cladogramas de grupos taxonômicos individuais, dando uma idéia mais geral em relação às biotas.

A conversão de um cladograma de táxon em um cladograma de área geralmente é simples, desde que exista congruência entre os táxons e suas áreas de distribuição. Contudo, nem sempre isso acontece.

Outros métodos estão sendo discutidos e aplicados para resolver a incongruência entre cladogramas de áreas. Tais incongruências devem ser atribuídas à dispersão, à extinção ou mesmo à redundância de ocorrência de outros táxons (desconhecimento de todas as áreas de ocorrência).

RESUMO

O histórico da Biogeografia como ciência, a partir do século XVII, pode ser dividido em três períodos, o Período Clássico ou Pré-Darwiniano-Wallaciano (1760-1860), o Período Darwiniano-Wallaciano (1860-1960) e o Período Moderno ou Contemporâneo (a partir de 1960). No Período Clássico, predominavam ainda as teorias de uma criação única e, portanto, de um único centro de origem e dispersão das espécies. No Período Darwiniano-Wallaciano, à luz das idéias evolucionistas, predominavam idéias dispersionistas onde diferentes biotas poderiam transpor barreiras que isolavam subpopulações.

O Período Moderno se inicia com a teoria moderna da deriva continental, sugerindo que a vida na Terra evoluiu como parte da evolução da geografia da Terra. Este último período pode ainda ser dividido, dependendo do enfoque, em Biogeografia Dispersionista (ainda influenciada pelo Período Darwiniano-Wallaciano), Biogeografia Filogenética e Biogeografia de Vicariância.

EXERCÍCIOS AVALIATIVOS

Elabore uma tabela comparativa entre os Períodos Biogeográficos, enfatizando as principais concordâncias e discordâncias entre suas hipóteses acerca da distribuição dos seres vivos.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

No próximo módulo, será apresentado como ocorreu a diversificação animal quanto à forma e ao tamanho do corpo. Serão apresentadas também a origem embriológica e a possível origem evolutiva dos principais planos corpóreos animais.

Origem dos metazoários

AULA

14

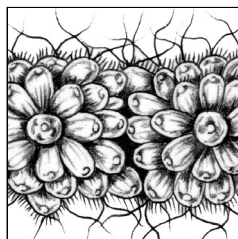
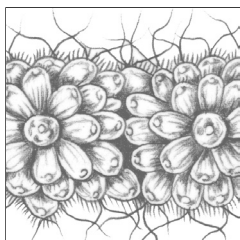
objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer as principais teorias sobre a origem evolutiva dos metazoários, e seus prós e contras.

Pré-requisitos

Disciplina:
Diversidade dos Seres Vivos.



INTRODUÇÃO

No Módulo 1, você foi apresentado aos métodos para reconstrução da história evolutiva dos animais. Agora, neste módulo, você verá como se deu a diversificação, quanto à forma, ao tamanho e ao funcionamento, dos diferentes grupos animais. Ao longo da história evolutiva, a relação entre diversificação e modificação das estruturas dos animais será associada com a conquista de uma grande variedade de novos ambientes. Tal conquista ficou registrada na distribuição atual da fauna nos diversos ambientes.

Nesta aula, você terá contato com as principais teorias acerca do surgimento dos animais multicelulares, denominados metazoários.

OS METAZOÁRIOS

A definição atual de metazoários é: ser vivo eucarioto, multicelular, heterotrófico, provido de células gaméticas, com tecidos distintos e que apresenta reprodução sexual por meiose.

Na nossa primeira aula, esta mesma definição foi apresentada para os animais. No passado, era comum dividir-se os organismos eucariotos e heterotróficos em animais unicelulares e animais multicelulares. Desde que se constatou que somente os organismos eucariotos, unicelulares e heterotróficos não formam um agrupamento monofilético, ficou estabelecido que eles não deveriam e nem poderiam ser considerados animais. Tais organismos, juntamente com as algas, passaram a formar o reino Protista.

Atualmente, o termo animal é empregado como sinônimo de Metazoa. Os metazoários formam um grupo monofilético, sendo portanto descendentes de um único ancestral comum e exclusivo somente deles. Eles são definidos pelas seguintes sinapomorfias:

- multicelularidade,
- presença de tecidos distintos,
- células reprodutivas ou gaméticas,
- reprodução sexual por meiose.

A hipótese de monofiletismo dos Metazoa tem sido, entretanto, posta em dúvida por diversos cientistas que pressupõem ter o grupo uma origem polifilética, tendo evoluído, independentemente, a partir de diversas linhagens de organismos protistas. Por esta hipótese, portanto, as características consideradas como novidades evolutivas do grupo seriam, na realidade, homoplásticas, isto é, teriam surgido isoladamente em cada linhagem.

Como os primeiros metazoários devem ter sido formas pequenas e de corpos moles, o registro fóssil desses animais é praticamente inexistente. Desta forma, a condição monofilética do grupo e o reconhecimento de quem seria, entre os protistas, o seu ancestral comum estão restritos ao campo das hipóteses. Essas hipóteses se originaram no final do século XIX, com os trabalhos do zoólogo e evolucionista **ERNST HAECKEL**.

QUANDO E ONDE SE ORIGINARAM OS METAZOÁRIOS

Na ausência de um registro fóssil direto, a presença de marcas deixadas pelos animais, como rastros e galerias era, até os anos 1980, a única forma de registro da existência dos primeiros metazoários no passado. Com o desenvolvimento recente de técnicas moleculares de datação, como o **RELÓGIO MOLECULAR**, estima-se que estes animais teriam surgido há 600 – 900 m.a., nos períodos pré-cambrianos, provavelmente nos fundos dos oceanos e mares.

Esse período, marcado por intensas modificações na superfície terrestre, apresentou aumento dos níveis de O_2 produzidos pelo intenso florescimento de organismos fotossintetizantes (**Figura 14.1**).



Sobre estas intensas modificações, reveja a primeira aula. A técnica denominada **RELÓGIO MOLECULAR** foi vista em *Diversidade dos Seres Vivos*.

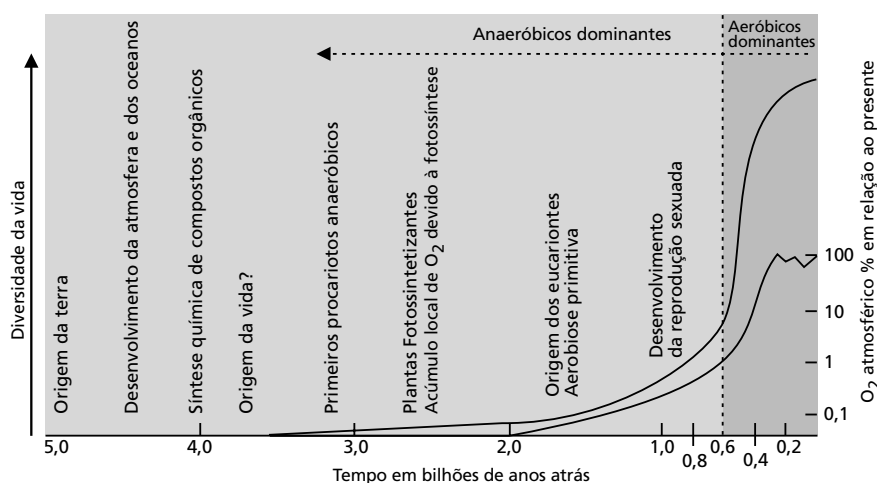


Figura 14.1: Níveis de oxigênio na Terra.



**ERNST HEINRICH
HAECKEL
(1834-1919)**

Zoólogo alemão nascido em Potsdam, foi professor de Anatomia Comparada e diretor do Instituto Zoológico de Jena. Convencido da validade da Teoria da Evolução de Darwin-Wallace, foi um de seus mais entusiasmados defensores e o maior responsável pela sua divulgação na Alemanha, como reconheceu o próprio Darwin. Haeckel construiu as primeiras e mais complexas árvores genealógicas animais, cunhando os termos Protozoários e Metazoários. Foi também autor da Lei Biogenética, que procurava explicar a filogenia animal, a partir das fases do desenvolvimento embrionário. Em 1866, cunhou o termo Ecologia, utilizado para definir um ramo da Biologia que estava surgindo.

Mas como tais modificações contribuíram para o surgimento dos metazoários? Vejamos.

O aumento dos níveis de O_2 nos oceanos e mares coincidiu ainda com o surgimento de mares rasos, devido ao início da separação dos continentes e, conseqüentemente, do aparecimento das plataformas continentais. A pouca profundidade dos mares, nas plataformas continentais, permitiu que a luz solar atingisse, em diversos pontos do planeta, uma grande área do fundo do mar. O oxigênio, subproduto do processo de produção de energia através da fotossíntese, já estava sendo utilizado no mecanismo de queima da matéria orgânica pelos protistas heterotróficos. Tal mecanismo é extremamente eficiente do ponto de vista energético.

Em suma, três condições foram propícias para o surgimento de formas heterotróficas de maior tamanho, nos fundos rasos dos mares e dos oceanos:

- conjugação de níveis elevados de oxigênio;
- preexistência de mecanismos de produção de energia utilizando-se do O_2 e
- aumento da área dos fundos rasos marinhos.



Assim, todo esse processo criou condições para o surgimento, a partir de protistas heterotróficos, organismos de maior tamanho. Eles seriam os primeiros metazoários ou os primeiros animais.

HIPÓTESES SOBRE A ORIGEM DOS METAZOÁRIOS

As diversas hipóteses sobre a origem dos metazoários se diferenciam pelos "atores" envolvidos e pela definição das estruturas para o estabelecimento de homologia, isto é, quais estruturas dos possíveis ancestrais protistas (unicelulares) seriam homólogas a quais estruturas dos metazoários (multicelulares). Essas hipóteses fundamentam-se na homologia entre o corpo dos protistas e as diversas células dos metazoários. Através da relação de homologia entre estas células se procura inferir quem seria, entre os protistas, o ancestral provável dos metazoários. No entanto, como não se conhece o(s) primeiro(s) metazoário(s), é necessário não apenas reconhecer o seu ancestral, mas também com qual grupo atual de metazoários o primeiro deles apresentaria maior semelhança.

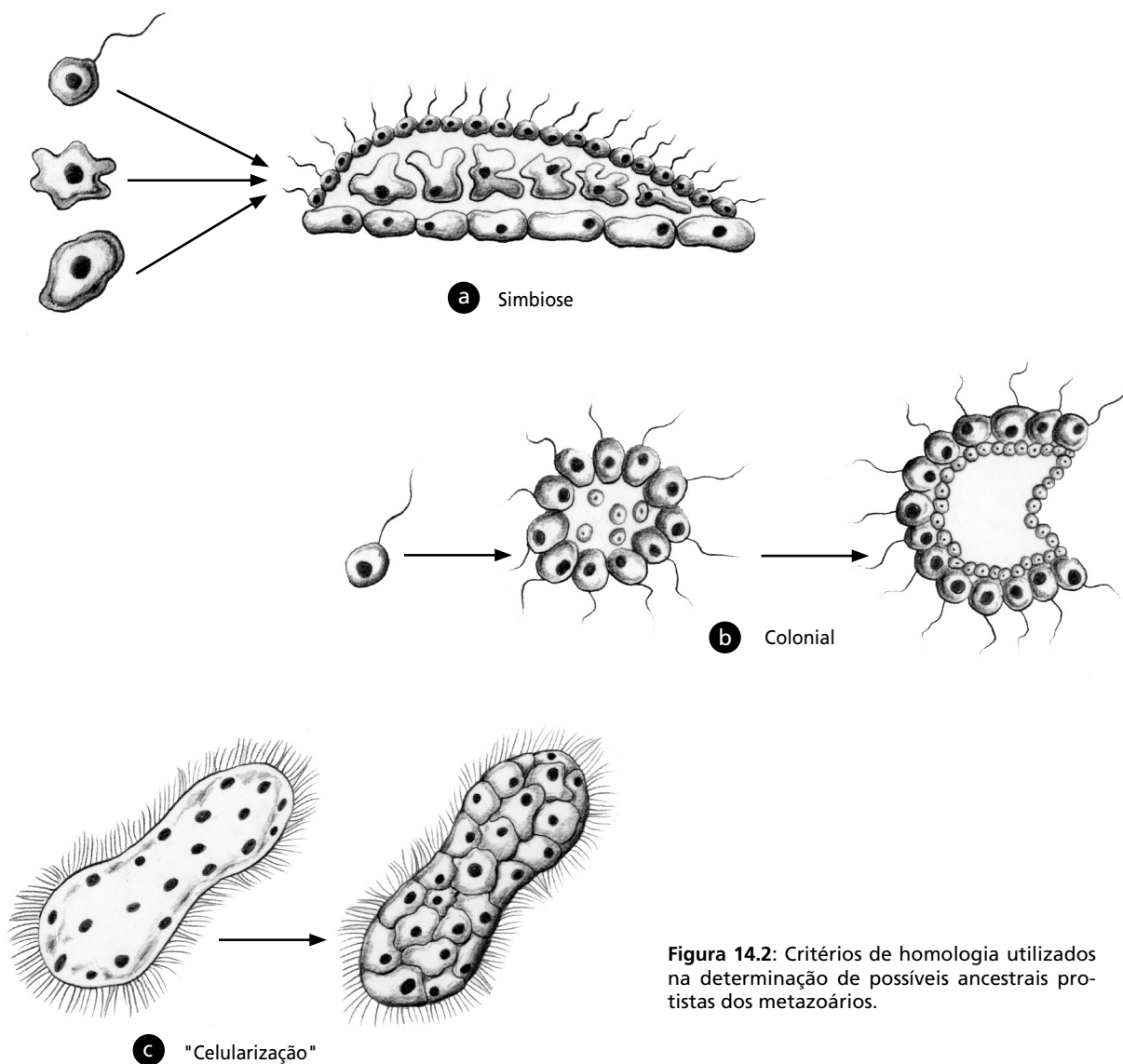


Figura 14.2: Critérios de homologia utilizados na determinação de possíveis ancestrais protistas dos metazoários.

É necessário, portanto, apresentar de forma sintética os principais "atores" que compõem os cenários evolutivos. Entre os protistas, os prováveis ancestrais dos metazoários são os ciliados, os flagelados ou as amebas.

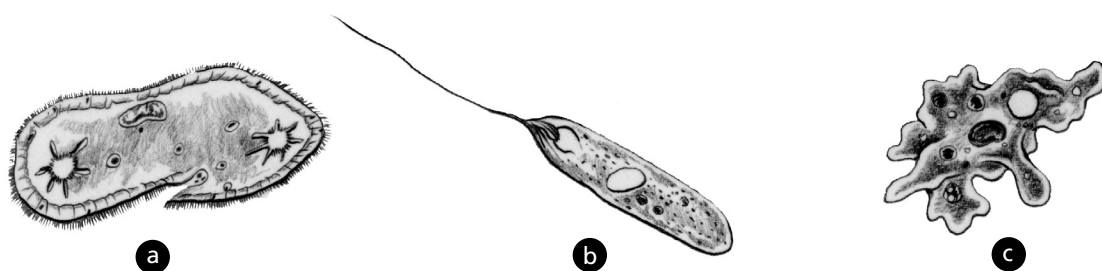


Figura 14.3: (a) Ciliado, (b) flagelado e (c) ameba.

Entre os grupos atuais, aqueles que apresentam maior semelhança com os primeiros metazoários seriam os poríferos, como as esponjas do mar; os celenterados, como as anêmonas e medusas (águas-vivas) e os platelmintes turbelários, como as planárias.

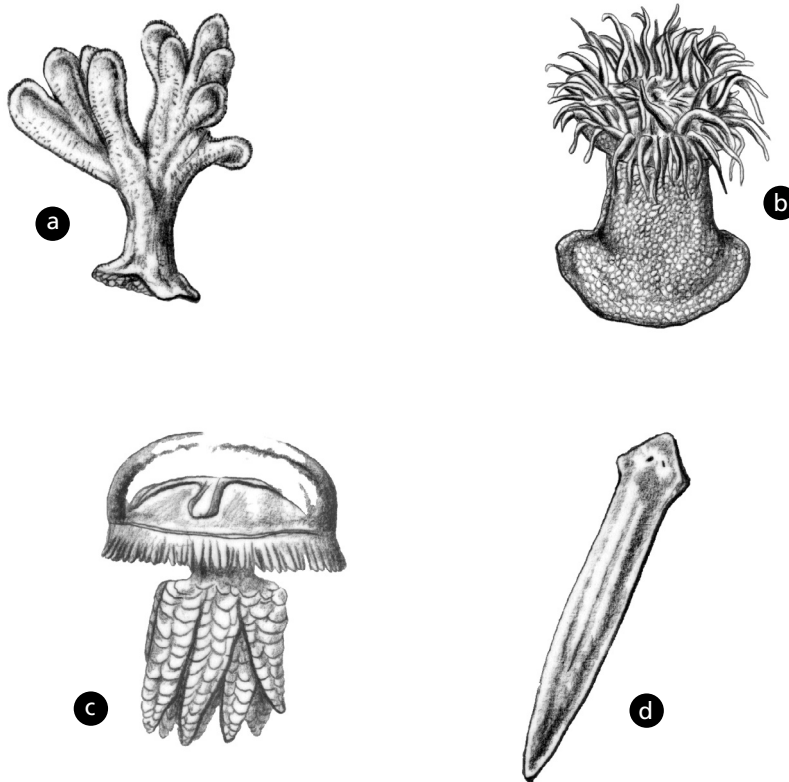


Figura 14.4: (a) Esponja *Haliclona sp.*, (b) Anêmona *Bunodossoma cangicum*, (c) Água-viva *Catostylus* e (d) Planária.

A seguir, apresentaremos as diferentes hipóteses acerca da origem dos metazoários. Frequentemente, elas são chamadas de **Teorias**. São elas:

- Hipóteses Coloniais.
- Hipótese Sincicial.
- Hipótese Simbiótica.

Hipóteses Coloniais

Em todas as hipóteses denominadas **Coloniais**, propõe-se que a célula única dos protistas é homóloga às diversas células dos metazoários. Assim, os metazoários teriam se originado de uma colônia de células protistas na qual ocorreria a especialização de algumas dessas células para desempenhar funções diferenciadas.

Tais hipóteses se diferenciam quanto aos atores, isto é, quanto aos supostos protistas ancestrais e quanto à estrutura básica dos primeiros metazoários. As Hipóteses Coloniais se baseiam nas fases do desenvolvimento embrionário dos animais que seguem a formação de um ovo ou zigoto até atingir o estágio de larva (**Figura 14.5**). Essas etapas são apresentadas e descritas sucintamente a seguir.

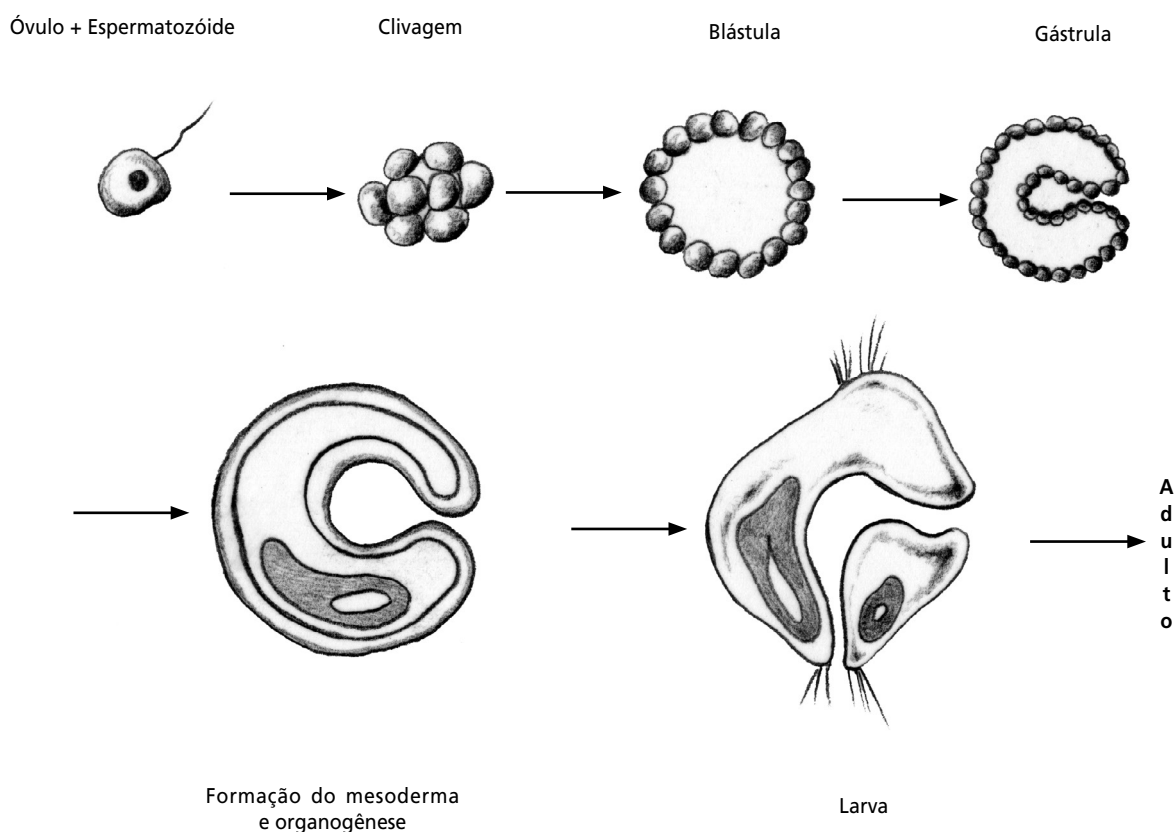


Figura 14.5: Desenvolvimento embrionário.

As Fases do Desenvolvimento Embrionário

O ovo fecundado, composto de apenas uma célula, começa a se dividir (processo denominado **clivagem**) em diversas células. Esse grupo de células, semelhante a uma amora, é denominado **mórula**. Com o contínuo processo de clivagem, e com o progressivo aumento do número de novas células-filhas, forma-se uma camada de células que envolvem uma cavidade preenchida por líquidos. Nessa fase do desenvolvimento, esse conjunto de células do embrião é denominado **blástula** e sua cavidade interna, **blastocoele**.

Na fase seguinte, ou **gastrulação**, as células começam a migrar para dentro, em um processo de **invaginação**, como se a blástula comesse a virar do avesso. Após a invaginação, o embrião, denominado **gástrula**, apresenta duas camadas de células, uma externa e uma interna, além de duas cavidades, a blastocoele e o **arquênteron** ou **gastrocele**, ou tubo digestivo primitivo. A abertura do tubo digestivo, formada na invaginação, é denominada **blastóporo**. O **blastóporo** irá originar, ao longo do desenvolvimento, ou a boca ou o ânus do futuro adulto.

Neste momento, para você compreender as Hipóteses Coloniais de origem dos metazoários, é necessário apenas reconhecer a fase inicial do desenvolvimento e estabelecer a relação de homologia entre as células dos metazoários e os possíveis ancestrais protistas.

As fases do desenvolvimento embrionário, apresentadas acima e representadas na **Figura 14.5**, foram descritas e interpretadas por Haeckel, no final do século XIX. Ele, como um dos evolucionistas mais entusiasmados com a então recente teoria da evolução de Darwin-Wallace, procurou relacionar as fases embrionárias de diferentes grupos animais com a sua história evolutiva (filogenia). Haeckel acreditava que os estágios embrionários dos animais atuais refletiriam a filogenia do grupo.

Por exemplo, embora os seres humanos já nasçam com a faringe em forma de tubo, a presença de fendas laterais na faringe nas fases iniciais de desenvolvimento do embrião humano seria “equivalente” ao de um peixe adulto (que tem fendas branquiais) e, portanto, nós humanos teríamos no peixe o nosso ancestral.

A visão de Haeckel é diferente das hipóteses mais aceitas atualmente, pois considera a evolução como uma forma linear. Na visão dele, alguns animais atuais representariam estágios intermediários no desenvolvimento de outros mais evoluídos, formando uma seqüência de ancestrais e descendentes.

Como você viu no Módulo 1, a idéia atual sobre evolução envolve a separação de grupos que possuem um ancestral comum. As semelhanças entre as formas ancestrais e os grupos atuais seriam causadas pelas plesiomorfias. O ancestral comum entre peixes e mamíferos já foi extinto. Entretanto, os peixes mantiveram uma série de características compartilhadas com este ancestral, sendo uma delas a presença de fendas branquiais.

Haeckel, no entanto, não estava completamente equivocado. Suas idéias sobre a relação entre embriogenia e filogenia são utilizadas como uma forma de polarização de séries de transformações (ver Módulo 1). Nesta concepção, as fases larvais são consideradas como homólogas, isto é, comparando somente as mesmas fases entre animais diferentes. Não é correto comparar diferentes fases de desenvolvimento, como no exemplo citado anteriormente.

A contribuição de Haeckel, nesta área do conhecimento, possibilitou o levantamento de hipóteses acerca da origem dos metazoários, estudando as fases iniciais do desenvolvimento a partir de uma célula única.

As diversas Hipóteses Coloniais, fundamentadas nas fases de desenvolvimento estabelecidas por Haeckel, serão apresentadas a seguir. As maiores evidências a favor dessas hipóteses estão no fato de que existem diversos grupos de protistas que têm o hábito de formar agrupamentos de células, denominados **Protistas Coloniais**.

Blastea/Gastrea

Esta hipótese, proposta inicialmente por Haeckel no século XIX, foi modificada por diversos zoólogos europeus ao longo do século XX. Ela se fundamenta na **LEI BIOGENÉTICA**, sugerindo que a blástula dos embriões atuais recapitularia um organismo ancestral (**Figura 14.6**), denominado **BLASTEA**. A primeira blastea seria uma colônia de protistas flagelados, como os atuais protistas do gênero *Volvox*.

LEI BIOGENÉTICA

Como já mostramos, esta lei foi proposta por Haeckel, o qual acreditava que durante o desenvolvimento animal, estes passam pelos estágios adultos de seus ancestrais.

BLASTEA

Nome dado ao organismo ancestral hipotético pela sua semelhança com uma blástula.

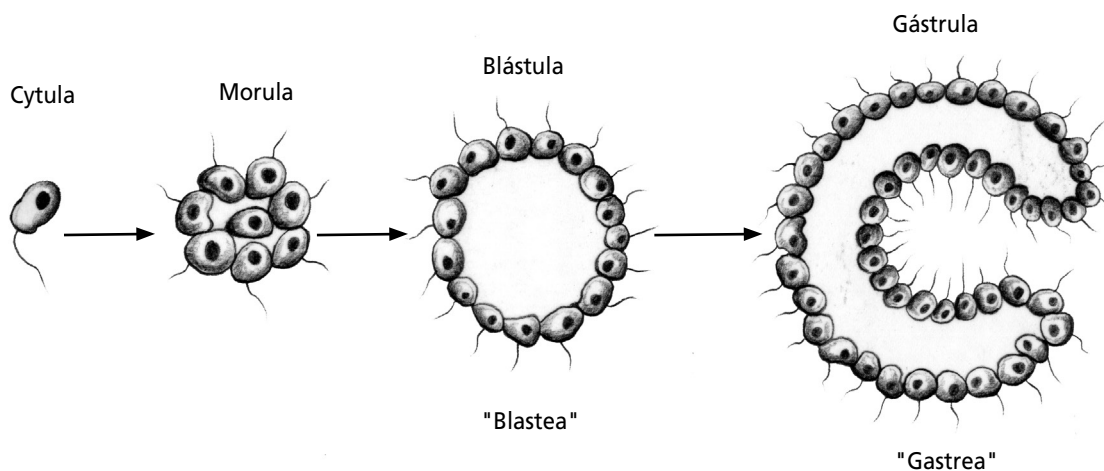


Figura 14.6: Hipótese Blastea/Gastrea.



Estes organismos flagelados são muito semelhantes às células flageladas das esponjas, os coanócitos, indicando uma possível homologia entre ambos (Figura 14.7).

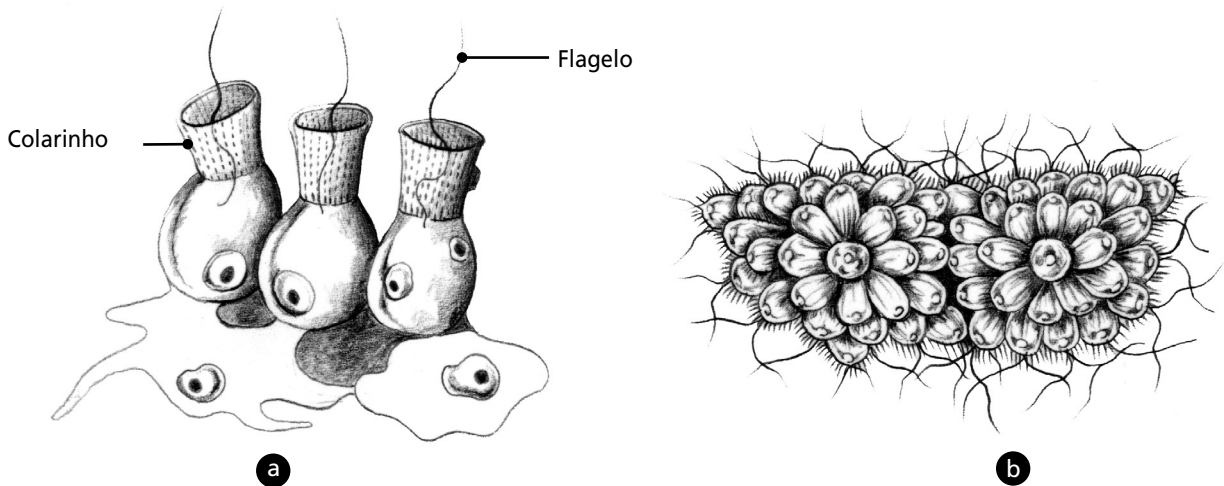


Figura 14.7: (a) Coanócito de esponja; (b) Colônia de protozoários flagelados.

Segundo esta hipótese, a gástrula dos animais atuais representaria um animal primitivo, denominado **GASTREA**. A gastrea possuía uma boca primitiva originada a partir do blastóporo que, por sua vez, se comunica a um tubo de fundo cego (o arquênteron ou tubo digestivo primitivo). Ela apresentaria duas camadas de células: uma externa, com função locomotora, e uma interna, com função digestiva. Esse tipo de organização corporal é muito semelhante dos cnidários atuais (Figura 14.4), providos de um endoderma digestivo interno e um ectoderma locomotor externo.



Portanto, por esta hipótese, os candidatos a primeiros metazoários seriam semelhantes aos cnidários atuais (caso da gastrea) ou a uma elaborada colônia de zooflagelados (blastea).

GASTREA

Nome dado ao organismo ancestral hipotético pela sua semelhança com uma gástrula.

Existem, entretanto, alguns argumentos contrários à aceitação desta hipótese:

- as colônias dos protistas atuais do tipo Volvox, apesar de já apresentarem uma divisão de trabalho entre suas células, são organismos haplóides e não-diplóides como os metazoários atuais;
- estas colônias atuais são exclusivas de água doce, contrariando as demais evidências da história evolutiva da vida, que indicam que os primeiros metazoários se originaram no ambiente marinho;
- embora existam atualmente muitos protistas flagelados coloniais, todos os que se assemelham a uma blástula são formas fotossintetizantes e, portanto, muito mais próximas das plantas do que dos animais.

Trochaea

Recentemente (final do século XX) alguns pontos da Hipótese Blastea/Gastrea foram modificados, mas manteve-se a idéia de que a observação do desenvolvimento inicial dos animais forneceria informações para uma reconstrução da origem dos metazoários. Nesta hipótese, denominada Hipótese da Trochaea, as fases iniciais do desenvolvimento embrionário apresentariam semelhanças com grupos atuais, isto é, a mórula representaria o ancestral dos primeiros poríferos (esponjas) e a gastrea seria o provável ancestral dos cnidários (medusas, anêmonas-do-mar). Acrescentando-se novos estágios, modificados a partir de uma gastrea, mas não representados no desenvolvimento embrionário, chega-se à **TROCHAEA** (Figura 14.8).

No início do seu desenvolvimento, a trochaea seria semelhante a uma gastrea, mas com coroas de cílios em volta da boca e na região apical (parte de cima). Nessa fase, a trochaea seria muito semelhante às larvas dos atuais **protostômios**, como os anelídeos, crustáceos, platelmintes e moluscos. Na fase seguinte de sua história evolutiva, surgiriam poros, a partir da extremidade do tubo digestivo primitivo que fica do lado oposto ao blastóporo. Nessa fase, a trochaea seria semelhante às larvas dos atuais **deuterostômios**, como os equinodermos e cordados.

TROCHAEA

Nome dado ao organismo ancestral hipotético pela sua semelhança com uma larva trocófora.

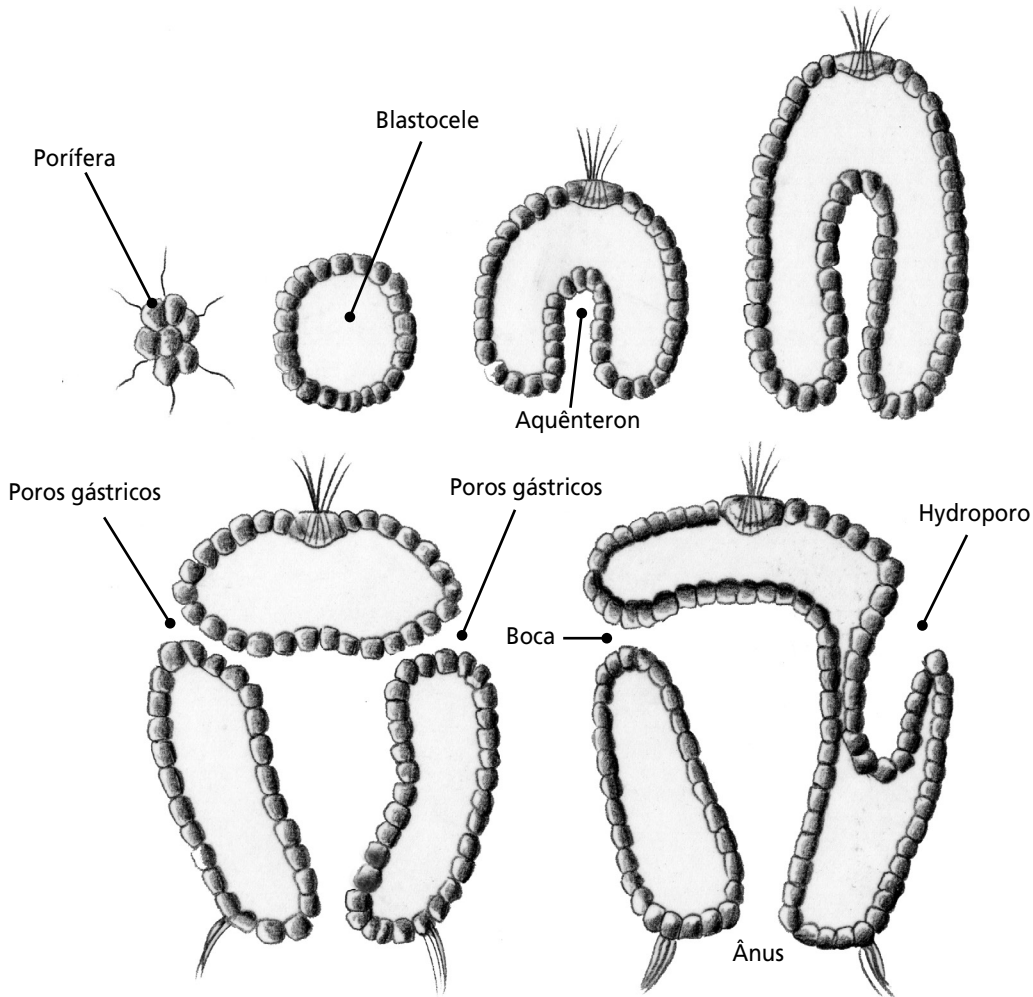


Figura 14.8: Teoria Trochaea.

A Hipótese da Trochaea baseia-se em uma sequência de animais hipotéticos cujas fases iniciais, até gastrea, apresentariam correspondência no desenvolvimento embrionário dos metazoários atuais. A estrutura dos demais passos, ou melhor, dos demais ancestrais hipotéticos, seria baseada na estrutura das larvas dos adultos atuais.



A ONTOGENIA dos animais atuais seria, por esta hipótese, uma boa indicadora da história evolutiva dos primeiros metazoários.

ONTOGENIA

O curso total do desenvolvimento de um indivíduo e sua história de vida. O termo embriogenia se refere apenas à parte inicial do desenvolvimento dos ovos e embriões.

Blastea/Plânula

Nesta hipótese, os passos iniciais são semelhantes aos da teoria anterior, diferenciando-se, entretanto, pelo fato de utilizar a evidência embrionária apenas até a fase de blástula (Figura 14.9).

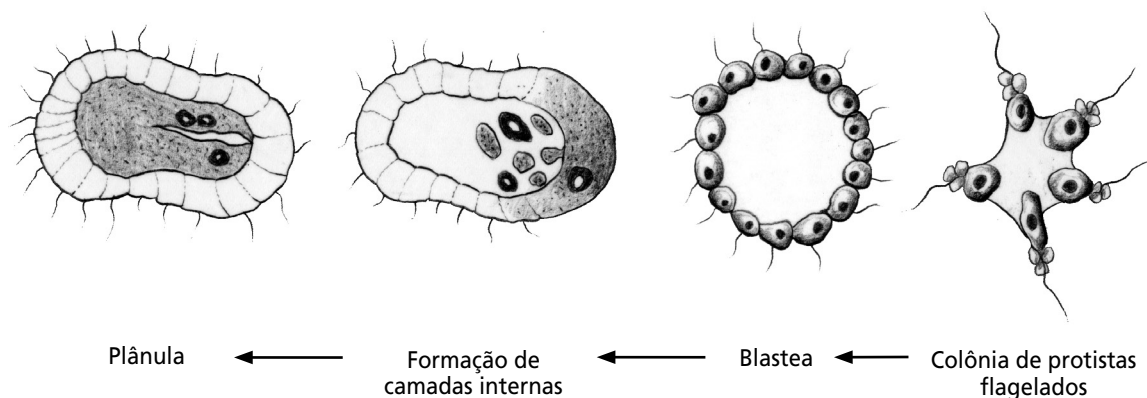


Figura 14.9: Blastea/Plânula.

Na hipótese Blastea/Plânula, o processo de invaginação não teria ocorrido na história evolutiva dos metazoários. A partir da blástula, teria se originado uma forma hipotética primitiva e sólida, denominada **planaea** ou **plânula**. Esta denominação se deve à semelhança que existe entre esta forma e a larva plânula dos cnidários.

O primeiro metazoário hipotético seria, portanto, uma forma bentônica ciliada que rastejava no fundo marinho. Através de pequenas alterações, ele teria dado origem primeiro às esponjas e **PLACOZOÁRIOS** e, posteriormente, após o surgimento de um tubo digestivo, aos cnidários, **CTENÓFOROS** e platelmintes.

O principal problema dessa hipótese é que as larvas plânulas, assim como os cnidários modernos, apresentam epitélio monociliado, isto é, cada célula apresenta apenas um cílio ou flagelo, enquanto os platelmintes atuais têm um epitélio multiciliado. Se a hipotética planaea tinha uma estrutura semelhante à larva plânula, o último passo dessa hipótese envolveria, portanto, uma profunda modificação na estrutura do epitélio.

PLACOZOÁRIOS

Pequeno grupo animal descoberto em um aquário marinho, na Áustria, em 1883. Compostos de uma camada dupla de células, sem qualquer simetria ou orientação anterior-posterior. As camadas dorsais e ventrais de células, no entanto, são diferenciadas. Sua afinidade com os demais grupos é incerta.

CTENÓFOROS

Grupo de animais diploblásticos de hábito planctônico providos de tentáculos e bandas de cílios locomotores. Devido à sua semelhança com as medusas, foram considerados, por muito tempo, como grupo próximo aos cnidários. Entretanto, a estrutura epitelial é idêntica a dos metazoários triploblásticos. Sua posição na filogenia dos metazoários é ainda incerta.

AMEBÓIDE/ACELÓIDE

Devido ao problema da ciliação, na teoria anterior, foi proposta uma modificação na qual o protista ancestral dos metazoários não apresentava ciliação, podendo originar tanto grupos multiciliados, como os **ACELOS**, ou monociliados, como os cnidários. O protista ancestral seria semelhante às atuais amebas, ou seja, possuiria uma forma amebóide. A origem dos demais metazoários seria uma derivação dos acelos. Essa teoria não prevê a origem dos poríferos, sugerindo, portanto, uma origem à parte para este grupo.

Hipótese Sincicial ou da Celularização

Na **HIPÓTESE SINCICIAL**, ou da **Celularização**, a célula protista é homóloga a todas aquelas que formam o corpo de um metazoário. Os metazoários teriam, portanto, se originado de uma única célula protista. Através do surgimento de novas paredes celulares, esta célula protista dividiu internamente o seu citoplasma, originando uma massa multicelular.

As evidências a favor desta hipótese se encontram nos protistas ciliados atuais, como os do gênero *Paramecium*. Estes ciliados, geralmente de grande tamanho, apresentam vários núcleos, ao invés de apenas um como na maioria dos demais protistas. O aparecimento de paredes internas levaria à formação de novas células, cada uma provida de um desses núcleos do ancestral protista. Os *Paramecium* apresentam ainda o fenômeno de conjugação, no qual dois indivíduos trocam material genético. Tal processo poderia ter originado a reprodução sexuada, uma das características dos metazoários.

Os primeiros metazoários seriam, por esta hipótese, animais bilaterais, sem tubo digestivo ou qualquer cavidade interna. Atualmente, existem platelmintos que apresentam tal estrutura corpórea, sendo denominados, devido à ausência de um tubo digestivo, **ACELOS**. Portanto, os primeiros metazoários seriam animais semelhantes aos platelmintos, com hábito de vida bentônico, que habitavam os fundos marinhos primitivos.

O principal problema desta hipótese é que, se o primeiro metazoário fosse um animal **TRIPLOBLÁSTICO**, deveria ocorrer uma regressão aos estágios mais simples de desenvolvimento, para o surgimento de animais estruturalmente mais simples, com apenas um ou dois folhetos, como os poríferos e os cnidários.

ACELOS

A = ausência; Celos = cavidade. Significando ausência de cavidades, neste caso, nem mesmo de um tubo digestivo.

HIPÓTESE SINCICIAL

A denominação desta hipótese deriva da palavra sincício que significa um grupo de células em que os citoplasmas estão interligados, devido à ausência de uma parede celular entre elas. O nome da hipótese não é, portanto, muito adequado, pois sincício se aplicaria à situação anterior à separação interna da célula, ou seja, à condição de um protista e não de um metazoário. O termo Hipótese da Celularização tem se tornado mais freqüente na literatura, pois este descreve melhor o processo de origem dos metazoários, pelo aparecimento de novas células a partir de uma célula primordial.

TRIPLOBLÁSTICO

Animal formado embrionariamente por três folhetos: ectoderma, mesoderma e endoderma.

Hipótese Simbiótica

Um outra hipótese, que você pode encontrar em diversos livros didáticos da área de Zoologia, é a **Hipótese Simbiótica**, na qual o primeiro metazoário teria se originado pela simbiose de células de diferentes organismos protistas.

Assim como as Hipóteses Coloniais, a Hipótese Simbiótica estabelece uma homologia entre as diferentes células protistas e as diversas células dos metazoários. Elas diferem pelo fato de as células protistas ancestrais pertencerem a grupos protistas diferentes, tais como flagelados e amebas, os quais teriam se agrupado através de uma relação de simbiose.

A simbiose ocorre em organismos atuais, como os líquens, que se formam pela interação entre algas e fungos. Mas, neste caso, cada um dos organismos componentes se reproduz separadamente, associando-se de novo para formar uma nova colônia.

A origem dos metazoários, por esta hipótese, não pode ser explicada geneticamente. Como dois protistas, com material genético diferente, poderiam originar um metazoário com material genético único, capaz de se reproduzir, é uma questão, por enquanto, que inviabiliza esta hipótese.

METAZOÁRIOS: MONOFILÉTICOS OU POLIFILÉTICOS?

A hipótese de que os metazoários são monofiléticos é sustentada por algumas sinapomorfias. Destas, aquela que mais se destaca é a **reprodução sexuada de um animal diplóide produzindo gametas haplóides, por meio de uma divisão reducional (meiose)**. Vários pesquisadores consideram que a complexidade deste tipo de reprodução não deve ter surgido de forma independente nos diversos grupos, como seria esperado caso os metazoários fossem polifiléticos.

E afinal, qual hipótese?

Entre as diversas hipóteses apresentadas, com exceção da Hipótese Colonial da Trochaea, não há evidências que expliquem de forma parcimoniosa a posterior origem dos demais grupos de metazoários a partir de um metazoário ancestral. Para os defensores da condição polifilética dos metazoários, cada teoria explica a origem de um determinado grupo de metazoário, a partir de grupos distintos de ancestrais protistas. Segundo esses pesquisadores, os metazoários teriam surgido de forma independente pelo menos três vezes:

- Os poríferos teriam surgido a partir de uma colônia de zooflagelados (Teoria Colonial).
- Os cnidários teriam surgido a partir de uma colônia de protistas amebóides (Teoria Colonial).
- Os demais metazoários triploblásticos a partir de um ciliado multinucleado (Teoria Sincicial ou da Celularização).

Não existe, até o momento, um consenso, na comunidade científica, quanto à origem dos metazoários. Tal questão encontra-se aberta ao debate e a novas descobertas. O desenvolvimento de técnicas moleculares talvez seja a chave para sua solução, já que os estudos morfológicos não puderam estabelecer uma resposta única, devido ao restrito número de hipóteses de homologias possíveis de serem propostas em uma comparação entre protistas e metazoários.

RESUMO

O termo metazoários (multicelular, heterotrófico) pode ser considerado como sinônimo de animais, pois as formas protistas (unicelulares heterotróficas) são hoje incluídas em um reino à parte. Devido à presença de algumas sinapomorfias, acredita-se que os metazoários formem um grupo monofilético (descendente de um ancestral comum) que se originou nos fundos oceânicos entre 600 e 900 m.a. Diversas hipóteses foram propostas para explicar a origem dos metazoários a partir de um protista heterotrófico. As principais diferenças entre essas hipóteses estão nas estruturas utilizadas para traçar homologias e nos candidatos (atores) à ancestral dos metazoários e ao primeiro metazoário. Entretanto, não existe até o momento um consenso entre os cientistas quanto à origem dos metazoários.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

Utilizando as informações vistas nesta aula, construa um diagrama com duas colunas. Na primeira, inclua os principais candidatos a ancestrais dos metazoários e, na segunda coluna, os principais candidatos a primeiros metazoários. Faça linhas conectando os candidatos das duas colunas procurando reconhecer qual hipótese representa cada uma das linhas.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, você verá os padrões gerais de organização corpórea dos animais, como eles surgiram e suas principais vantagens e limitações.

objetivos

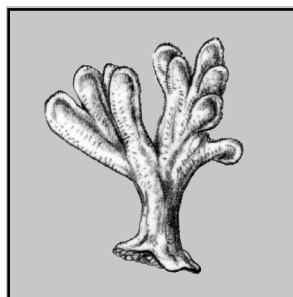
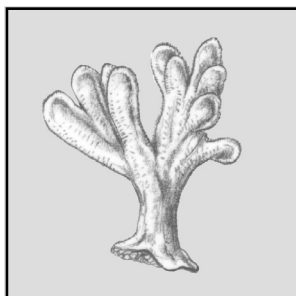
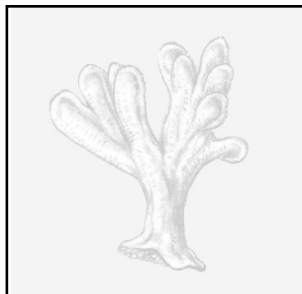
Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer a disposição das principais partes do corpo dos animais.
- Definir os diferentes padrões gerais de organização corpórea.
- Aprender como surgiram esses padrões de organização.
- Conhecer as principais vantagens e limitações desses padrões.

Pré-requisitos

Aula 1 – Introdução ao Reino Animalia.

Aula 14 – Origem dos metazoários.



INTRODUÇÃO

Na aula anterior, você foi apresentado às principais hipóteses sobre a origem dos metazoários. As proposições que dão embasamento a essas hipóteses são muito diferentes, seja quanto ao possível ancestral seja quanto à estrutura dos primeiros metazoários. Como não se conhece a estrutura dos primeiros metazoários, não se pode estabelecer um padrão de evolução da arquitetura animal.

Nesta aula, apresentaremos os padrões de simetria do corpo, a evolução do tamanho corpóreo e a origem dos folhetos embrionários e a sua organização nos principais grupos animais.

PADRÕES DE SIMETRIA

As partes do corpo de um animal, na maioria das vezes, repetem-se simetricamente, isto é, apresentam correspondência, em grandeza, forma e posição relativa, de partes situadas em lados opostos de uma linha média ou distribuídas em torno de um eixo central. No homem, por exemplo, este eixo passaria pela coluna vertebral a partir da cabeça e em direção aos pés. A maneira como as partes do corpo se repetem é denominada **simetria**. Animais que não apresentam um padrão definido de simetria são denominados **assimétricos** (Figura 15.1). Por exemplo, muitas esponjas não apresentam qualquer padrão de simetria.

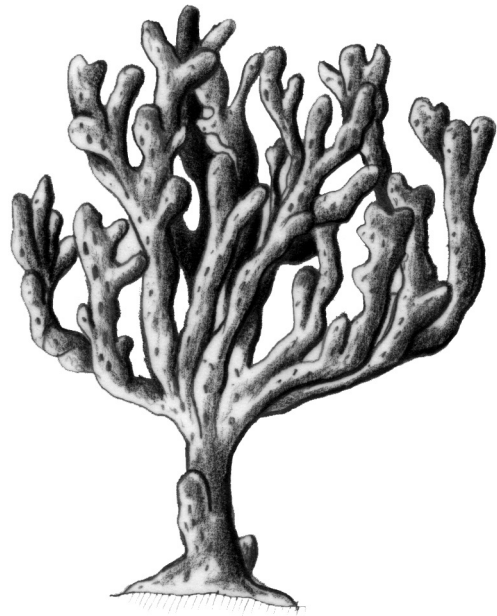


Figura 15.1: Esponja assimétrica (*Microciona polifera*).

Podemos observar que a organização corporal dos animais pode estar constituída segundo diferentes padrões de simetria. É sobre isso que iremos dissertar agora.

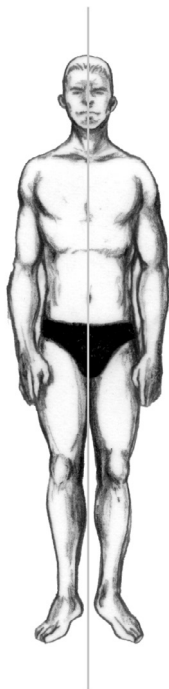


Figura 15.2: Corpo humano em corte mediano-sagital.

Simetria Bilateral

Animais bilateralmente simétricos apresentam correspondência entre as partes de seu corpo, situadas em lados opostos. Se traçarmos um corte mediano que passa da região anterior até a região posterior do corpo, obteremos duas metades, uma direita e outra esquerda. Este corte, ou plano mediano, é denominado **plano sagital**. Por exemplo, observe o corpo humano dividido, longitudinalmente, ao meio por um plano que passa entre os olhos e entre as pernas, como representado na **Figura 15.2**. Repare que ambos os lados são praticamente idênticos, como se um lado fosse a imagem do outro refletida em um espelho.

Nem todas as partes do corpo se repetem. Se analisarmos o corpo internamente, veremos que existem estruturas que não se repetem em ambos os lados do corpo. Entretanto a repetição de algumas indica uma cópia quase exata que se modificou ao longo da história evolutiva.

O corpo de um animal bilateralmente simétrico ainda pode ser dividido em outros planos (**Figura 15.3**).

Um plano longitudinal que passa perpendicularmente ao plano sagital, dividindo o corpo em lado de cima e lado de baixo, é denominado plano frontal. O lado situado na parte de cima do corpo é denominado dorsal e o lado de baixo, ventral. Qualquer plano que corte o corpo de um lado ao outro é denominado plano transversal. Este plano divide o corpo em lado anterior e posterior.

Nas aves e mamíferos que assumiram uma postura ereta, há uma convergência entre alguns lados do corpo. No corpo humano, por exemplo, o lado anterior corresponde ao lado ventral e o posterior, ao dorsal.

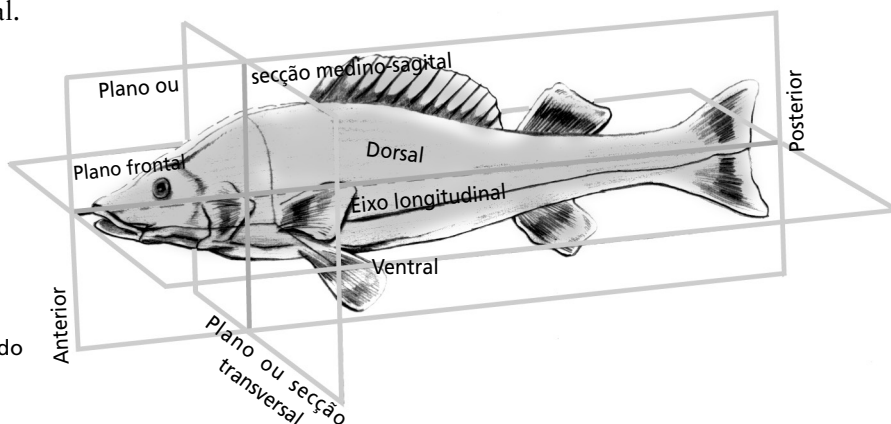


Figura 15.3: Animal cortado em diferentes planos.

A Simetria Bilateral não é a mais comum entre os animais, como pode ser observado na maioria daqueles que você conhece (Figura 15.4).

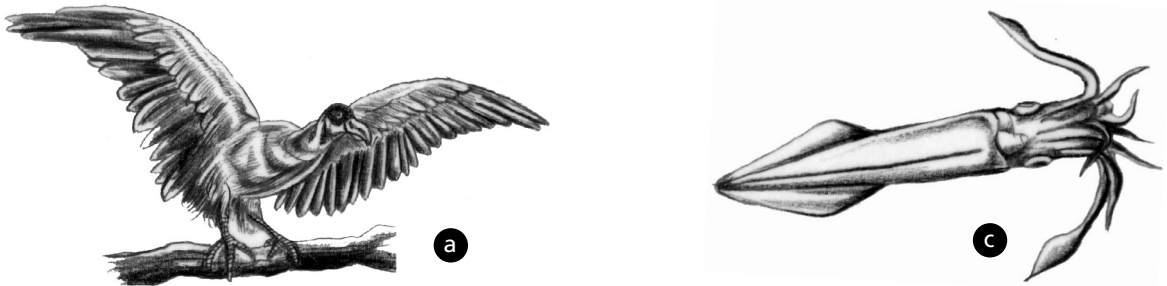


Figura 15.4: Exemplos de simetria bilateral: (a) Urubu-rei – *Sarcorhamphus papa*; (b) Sapo-Bufo sp.; (c) Lula - *Loligo sp.*; (d) Mosca – *Musca domestica*.



CEFALOTÓRAX

Região anterior do corpo de alguns artrópodes, formada pela fusão da cabeça e do tórax.

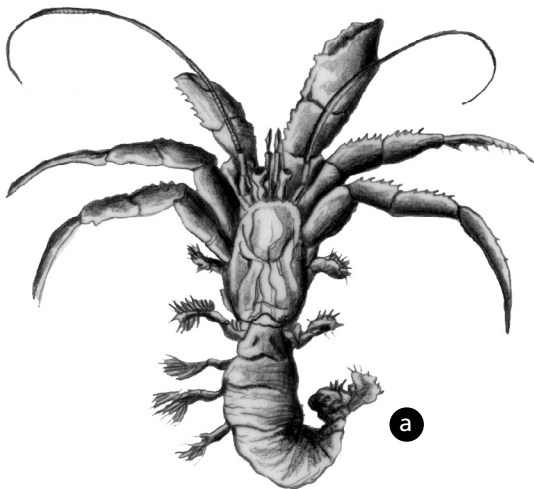
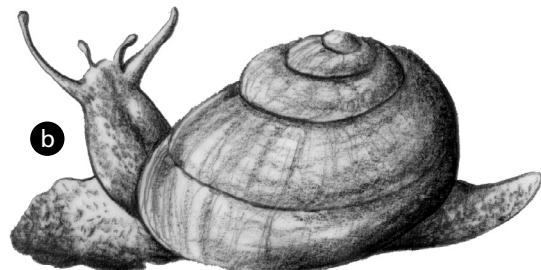


Figura 15.5: (a) Caranguejo ermitão – *Pagurus sp.* (b) Caramujo com concha assimétrica.

A Simetria Bilateral pode sofrer modificações. Alguns animais que, originalmente, apresentavam simetria bilateral, ao longo de sua história evolutiva, desenvolveram uma assimetria secundária. Por exemplo, a maioria dos moluscos gastrópodes atuais apresenta concha espiralada assimétrica. Embora os crustáceos sejam bilateralmente simétricos, os caranguejos ermitões apresentam seu **CEFALOTÓRAX** simétrico bilateralmente e o seu abdome assimétrico (Figura 15.5).



Simetria Radial

É aquela em que um eixo, e não um plano, passa através do animal, e as partes se repetem em volta desse eixo. Este tipo de simetria é encontrado em poríferos, cnidários, ctenóforos, equinodermos etc. Uma simetria radial aparentemente perfeita é relativamente rara, ocorrendo somente nos poríferos mais simples, entre os cnidários, em muitos pólipos e algumas medusas (Figura 15.6.a, b, c).

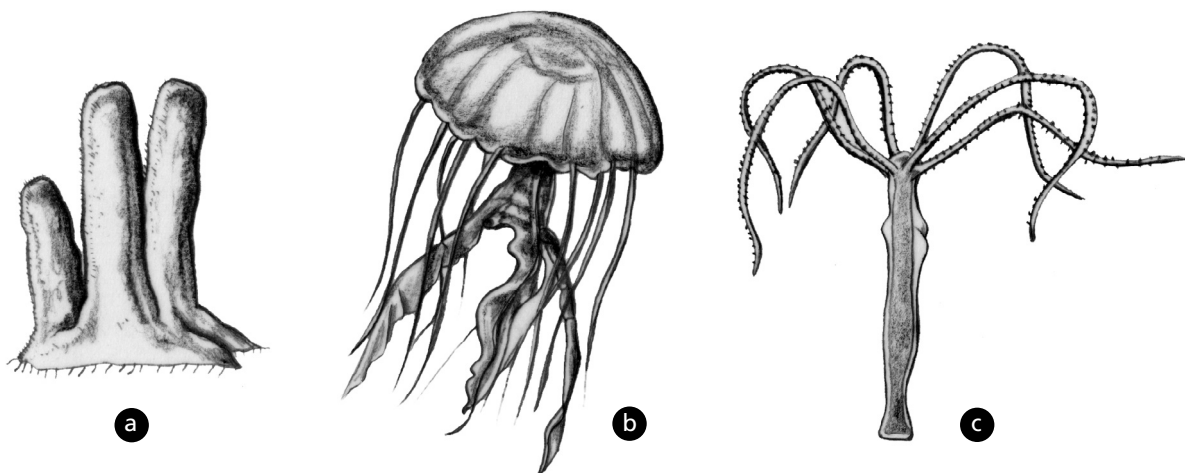


Figura 15.6: (a) Porífero tubular; (b) Cifomedusa; (c) *Hidra* sp.

Da mesma forma que a simetria bilateral pôde ser modificada ao longo da história evolutiva, a simetria radial também se alterou.

A maioria das esponjas não é perfeitamente radial. Muitas têm uma aparência disforme (assimétricas), por apresentarem uma forma irregular de crescimento e devido à forma de ocupação do espaço físico.

As anêmonas, entre os cnidários, e os ctenóforos apresentam-se internamente modificados. Seus corpos, por apresentarem porções especializadas, podem ser divididos em metades, sendo este tipo de organização denominada simetria birradial (Figura 15.7.a, b).

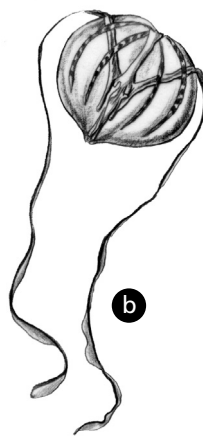
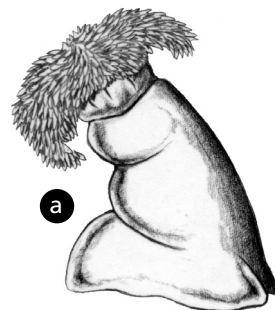
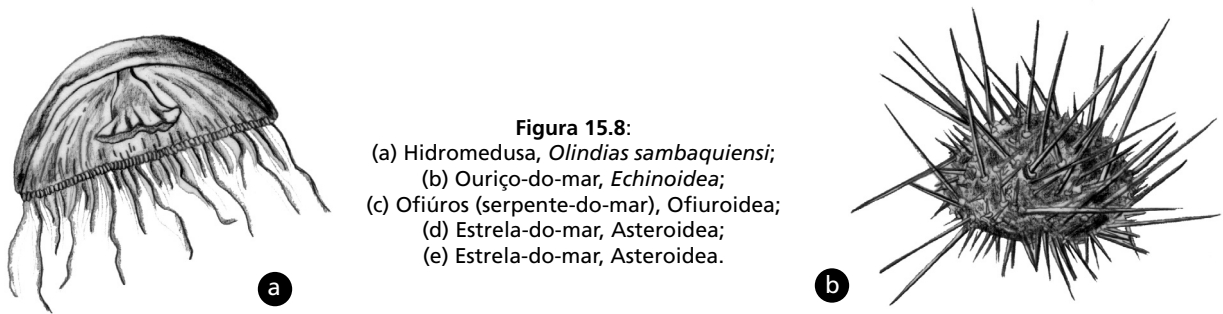
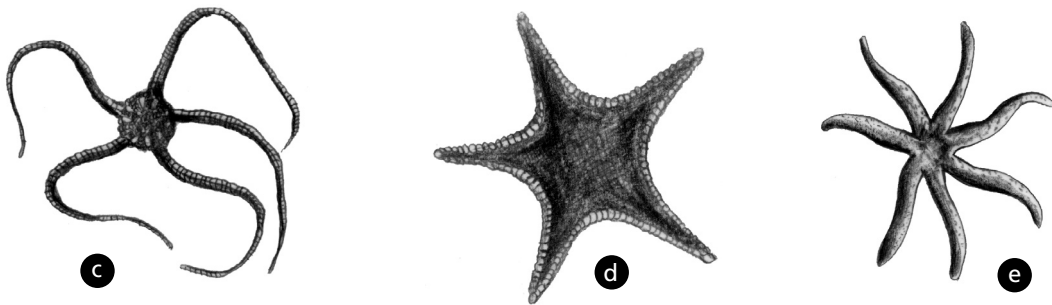


Figura 15.7: (a) Anêmona, *Metridium* sp.; (b) Ctenóforo.





Especializações ocorridas posteriormente no plano básico radial podem, secundariamente, produzir outros tipos de organizações radiais. Por exemplo, muitas medusas possuem **simetria quadrirradial** (Figura 15.8.a), muitos equinodermos, **simetria pentarradial** (Figura 15.8.b, c e d) e algumas estrelas-do-mar, com vários braços, apresentam uma **simetria multirradial** (Figura 15.8.e).



Muitos pesquisadores consideram a simetria birradial como uma mera modificação da simetria radial, mas, como foi visto na aula anterior, não existe um consenso quanto à estrutura dos primeiros metazoários. Isto quer dizer que, se o ancestral dos metazoários apresentasse tanto a forma radial como a bilateral, as demais simetrias poderiam ter surgido de três maneiras.

Possibilidades de surgimento a partir de um ancestral com simetria radial (Figura 15.9):

- surgimento independente das simetrias birradial e bilateral;
- primeiro o surgimento da simetria birradial e, a partir desta, o surgimento da simetria bilateral, correspondendo a uma mudança gradual de forma;
- primeiro o surgimento da simetria bilateral e, a partir desta, o surgimento da simetria birradial, quase correspondendo a uma regressão à simetria radial (estado plesiomórfico).

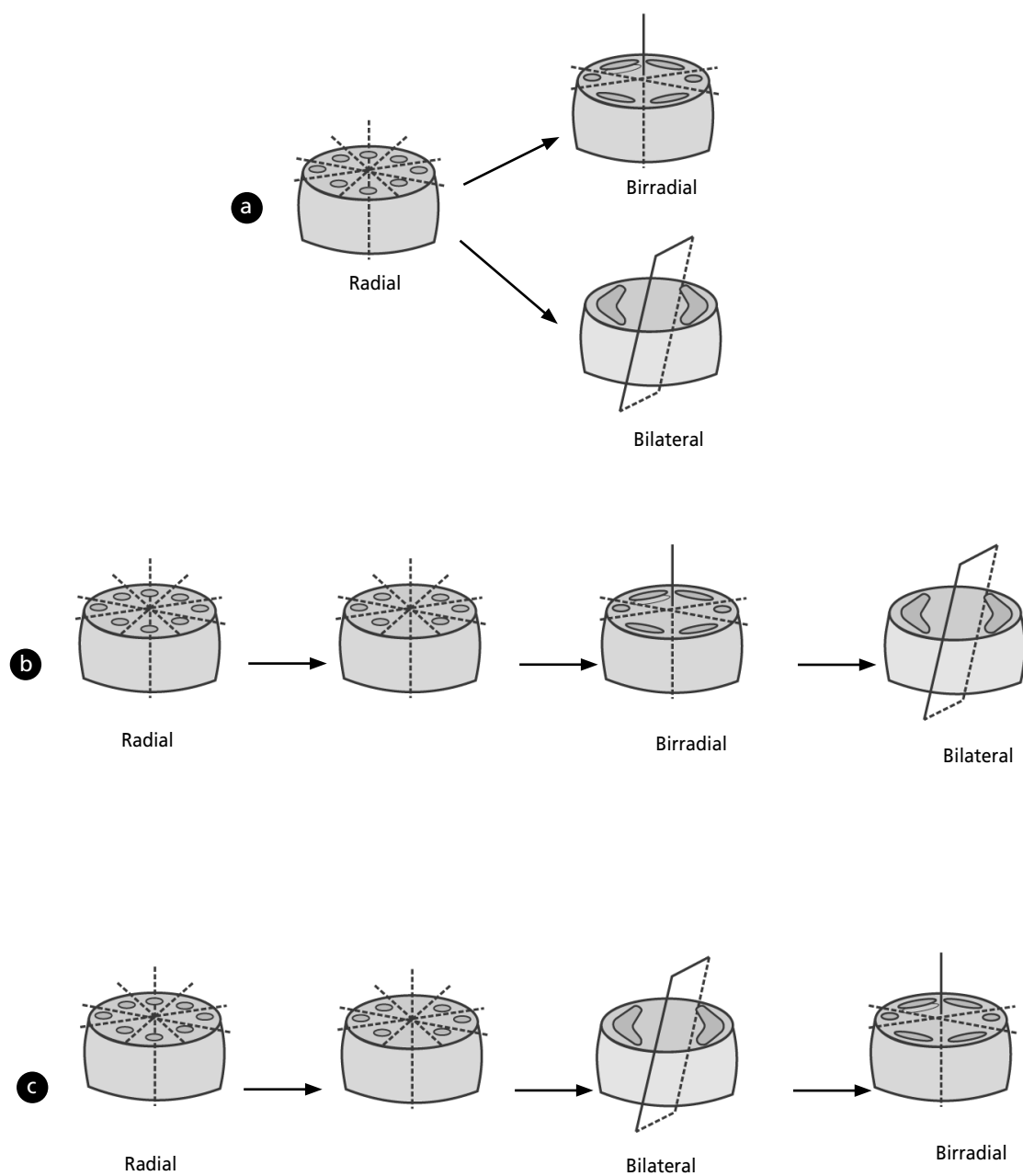


Figura 15.9: Possíveis passos na série de transformação da simetria radial.

Possibilidades de surgimento a partir de um ancestral bilateral (**Figura 15.10**):

- surgimento independente das simetrias birradial e radial;
- primeiro o surgimento da simetria birradial e, a partir desta, o surgimento da simetria radial, correspondendo a uma mudança gradual de forma;
- primeiro o surgimento da simetria radial e, a partir desta, o surgimento da simetria birradial, quase correspondendo a uma regressão.

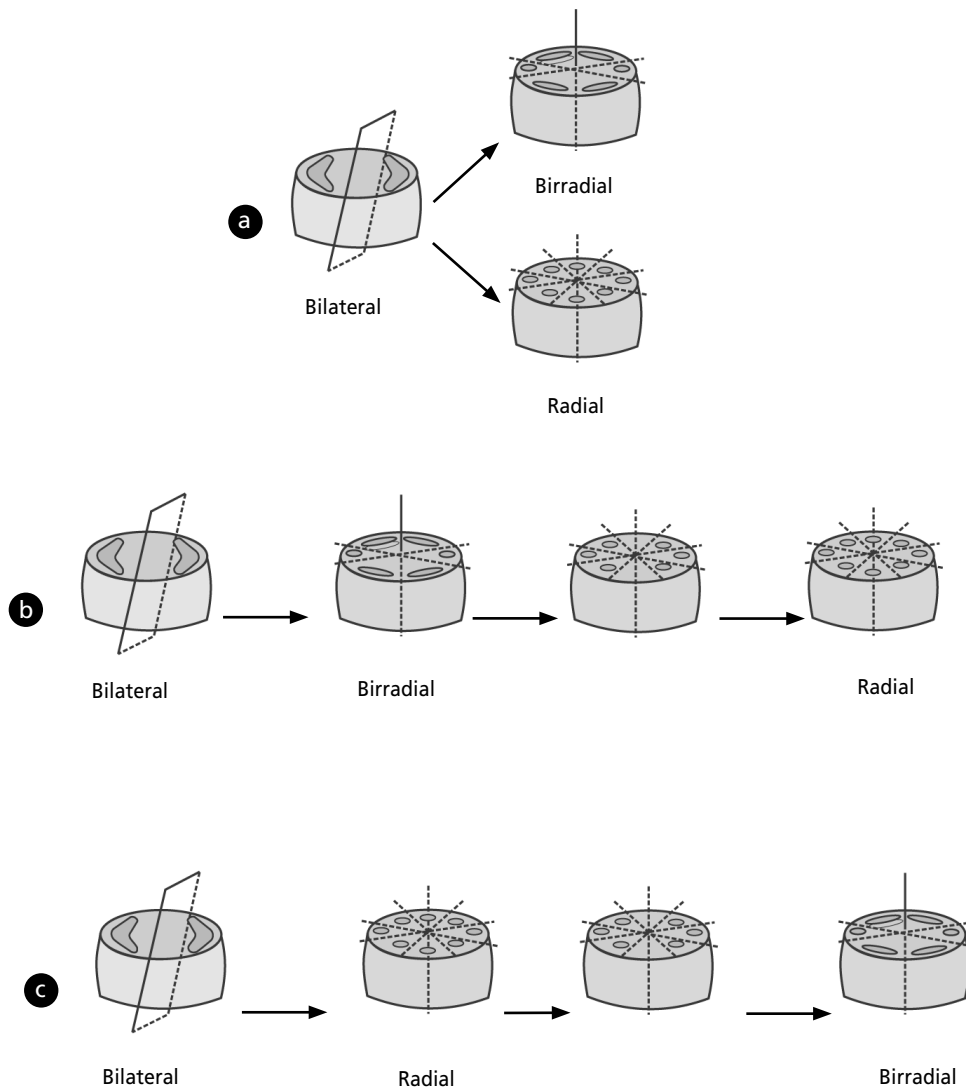


Figura 15.10: Possíveis passos na série de transformação da simetria bilateral.

A diferença entre a forma bilateral e a radial é que, dependendo da simetria do ancestral, as seqüências seriam opostas, com exceção dos surgimentos independentes de algumas simetrias. Segundo alguns pesquisadores, a simetria birradial é homoplástica, tendo evoluído independentemente nos diversos grupos.

A simetria radial apresentada pelos equinodermos adultos é secundária. Em sua fase larval, estes animais apresentam simetria bilateral. Somente após a larva sofrer metamorfose é que a simetria radial se desenvolve.

A simetria radial está tipicamente associada com o modo de vida sésil e com o modo de vida flutuante e a simetria bilateral é geralmente encontrada em animais com mobilidade controlada. Nestes animais, é a extremidade anterior do corpo que primeiro entra em contato com o ambiente. Conseqüentemente, a concentração de estruturas sensoriais e alimentares na região anterior do corpo está associada à evolução da simetria bilateral e do movimento unidirecional.

A diferenciação das superfícies dorsal e ventral está, geralmente, associada à especialização delas, para a proteção e para a locomoção, respectivamente.

Simetria Serial

Esta forma de simetria, como visto no Módulo 1, é considerada, usualmente, como um tipo de homologia, denominada Metameria ou Segmentação. Podemos considerar a metameria como uma forma de simetria na qual as partes similares do corpo se repetem em uma série ao longo do corpo (Figura 15.11).

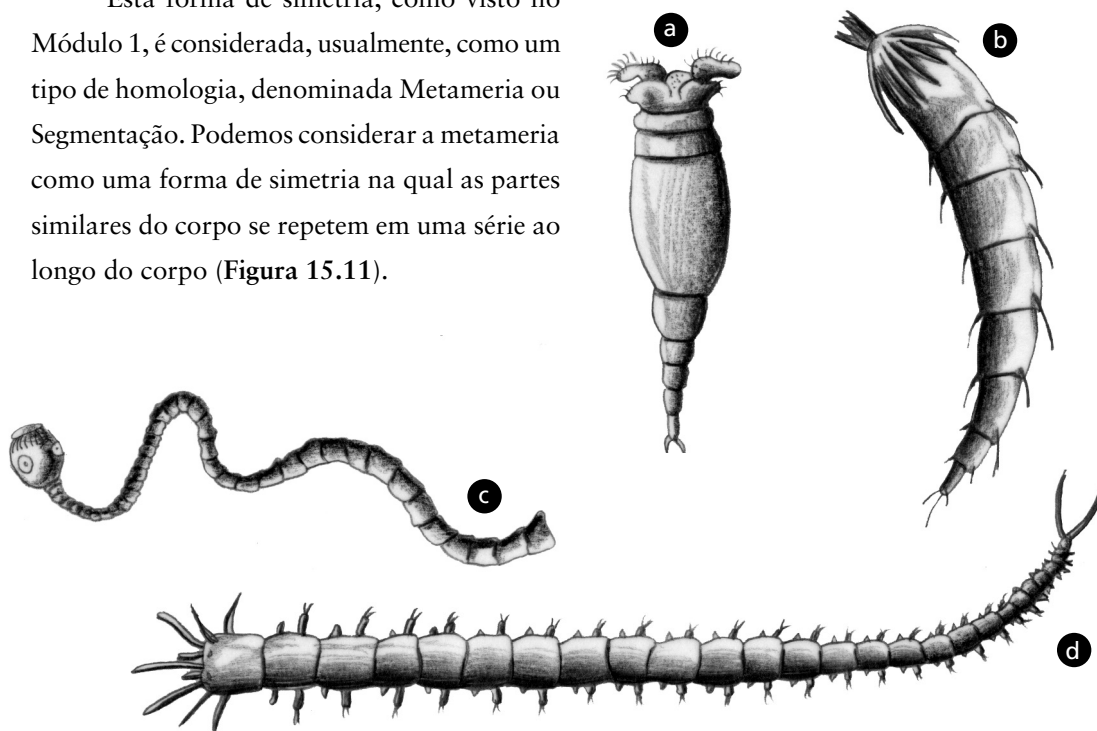


Figura 15.11: Metameria.

- (a) Rotifera – pseudometamérico;
- (b) Quinorhinca – pseudometamérico;
- (c) Platelmintho – pseudometamérico;
- (d) Poliqueto – metamérico verdadeiro.

A repetição em série de partes do corpo parece ter sido uma solução para o problema do aumento do tamanho corporal dos animais, como mostraremos a seguir.

TAMANHO E PROPORCIONALIDADE DA FORMA

Os animais não devem ser considerados como entidades isoladas, independentes do meio em que vivem. Eles relacionam-se com o meio ambiente, absorvendo substâncias necessárias ao seu metabolismo e eliminando resíduos metabólicos. Sua relação com o meio se dá através da superfície corpórea.

Entre os metabólitos fundamentais para a manutenção da vida, absorvidos pela superfície corpórea, está o oxigênio, responsável pela queima da matéria orgânica consumida pelos animais e, portanto, pela produção de energia.

Como foi apresentado na aula anterior, os metazoários surgiram quando os níveis de oxigênio ambiental atingiram um determinado patamar.



Por que existiam protistas capazes de absorver o pouco oxigênio disponível enquanto os metazoários só surgiram com o aumento exponencial dos níveis de oxigênio no planeta?

A resposta para esta questão não é apenas de origem biológica, mas de origem geométrica.

A limitação do crescimento corpóreo dos animais dependeu apenas da relação existente entre o aumento da superfície e o aumento do volume. Por quê?

Como vimos, é pela superfície que são absorvidas as moléculas de oxigênio, mas estas deverão suprir o metabolismo de todas as células que preenchem o volume do corpo. Um aumento deste volume teria que ser proporcional, portanto, ao aumento da área (= superfície) corpórea, para que todas as células continuassem recebendo o mesmo suprimento de oxigênio. Entretanto, este aumento não é proporcional. E este crescimento desproporcional levou a uma série de modificações na forma do corpo dos animais para que houvesse um aumento maior da superfície.

Para perceber como o aumento do volume não é proporcional à área, ou superfície, veja a **Figura 15.12**:

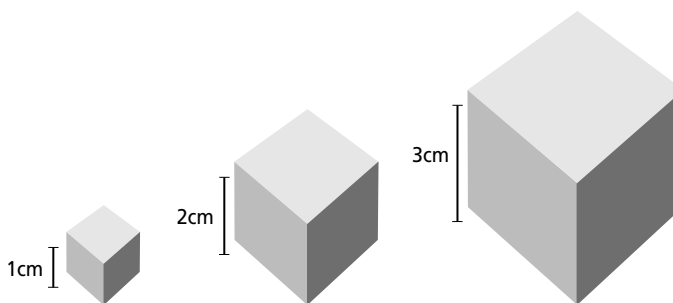


Figura 15.12: Diminuição crescente da razão superfície/volume.

No caso do primeiro cubo, cada aresta tem 1cm; a área de um dos lados do cubo é $1 \times 1 = 1\text{cm}^2$, e a área total do cubo (superfície) é de 6cm^2 . O volume do mesmo cubo é $1 \times 1 \times 1 = 1\text{cm}^3$. Podemos estabelecer, portanto, que a relação área/volume deste cubo, de 1cm de aresta, é $6/1 = 6$.

Considerando-se que o cubo cresceu e agora tem arestas de 2cm, a área de um lado do cubo passou para $2 \times 2 = 4\text{cm}^2$ e a área total do cubo ficou em $4 \times 6 = 24\text{cm}^2$. O seu volume seria $2 \times 2 \times 2 = 8\text{cm}^3$. Para este segundo cubo, a relação área/volume é portanto de $24/8 = 3$.

Aplicando-se o mesmo raciocínio para um maior crescimento do cubo (3cm de aresta), temos uma área total de 54cm^2 ($3 \times 3 \times 6$). Como o volume é de 27cm^3 ($3 \times 3 \times 3$) a relação área/volume, neste caso, é $54/27 = 2$. Para um crescimento do cubo correspondente a 25cm de aresta, tem-se uma área total de 1.350cm^2 ($15 \times 15 \times 6$) e um volume total de 3.375cm^3 ($15 \times 15 \times 15$) e sua relação área/volume é $1.350/3.375 = 0,4$.

Como você pode observar por este exemplo, quando ocorre aumento de tamanho e a forma é mantida, tem-se, por consequência, um incremento relativo maior do volume do que da área.



Diversas funções biológicas que dependem da área podem ficar prejudicadas com um aumento do tamanho.

A solução para esse problema é a alteração da forma, fazendo com que o aumento da superfície não seja tão desproporcional quanto o aumento do volume, embora ainda seja menor.

Por exemplo, suponha que você esteja fazendo uma reforma em sua casa e para isso comprou tijolos com uma certa antecedência. O tempo está chuvoso, e você só pode guardar o volume de tijolos (cerca de 1m^3) ao ar livre. Você tem duas opções: amontoá-los todos juntos ou espalhá-los por todo o seu quintal (Figura 15.13). Se você optar por amontoá-los e chover muito, os tijolos superficiais serão perdidos, mas aqueles que não estão em contato direto com a chuva ainda poderão ser utilizados. Caso você tivesse optado por espalhá-los, a superfície de contato com a chuva seria muito maior e você estaria sujeito a perder quase todos os seus tijolos.

Neste exemplo, entretanto, o aumento da superfície é prejudicial aos tijolos, ao contrário dos organismos no caso do suprimento de oxigênio. Note também que o volume de tijolos é o mesmo, o que mudou foi a superfície (ou área) de exposição ao meio nas duas situações.

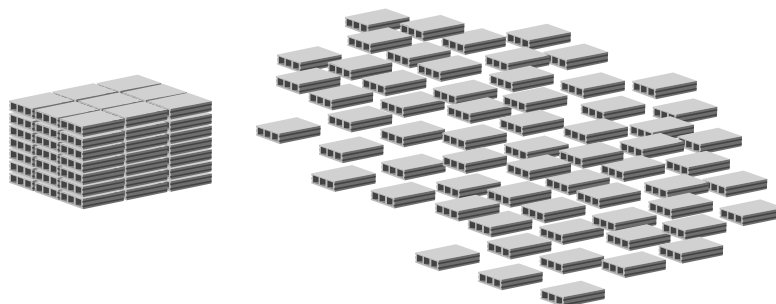


Figura 15.13: Tijolos espalhados x tijolos empilhados.

Esta alteração da forma, exemplificada pelos tijolos amontoados ou espalhados, altera a superfície relativa. O aumento do corpo dos metazoários fez com que o formato aproximadamente esférico, comum nos protistas e pequenos metazoários, fosse substituído pela forma achatada ou alongada (Figura 15.14). Ao comparar um animal de forma achatada a outro de forma esférica, sendo ambos do mesmo volume, você verá que o animal achatado expõe, ao meio, uma superfície muito maior, para o mesmo volume, do que o esférico.

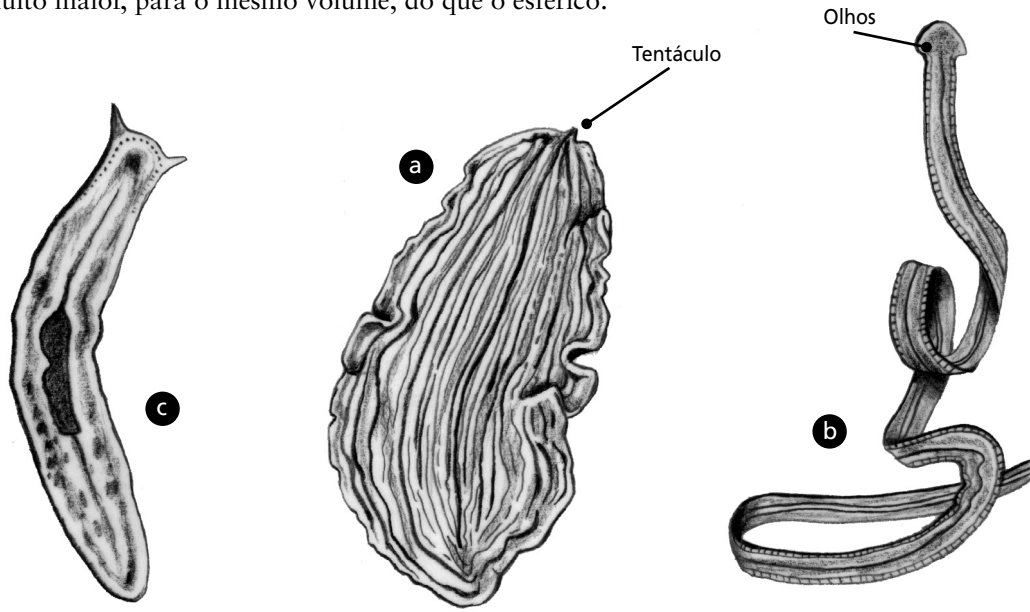


Figura 15.14: Vermes achatados: (a) *Prostheraeus* sp. (planária marinha); (b) *Biplaium Kewense* (planária terrestre); (c) *Polyceris* sp. (planária de água doce).

Esta tendência deveu-se à captação de oxigênio e a outras funções biológicas. A própria locomoção dos organismos, inicialmente dependente das células superficiais ciliadas, teve de ser modificada, pois o volume a ser arrastado aumentou mais do que a área (ou superfície) que gera o movimento.

O mesmo problema geométrico altera as funções internas. No caso do monte de tijolos, os mais internos estão longe da superfície. Da mesma forma, em um organismo, imaginando-o como um amontoado de células, as mais internas estarão muito mais distantes do ambiente, e, portanto, das fontes de oxigênio, de alimento e do local de eliminação de resíduos indesejáveis.

Embora a modificação para uma forma achatada ou alongada traga benefícios, em relação ao aumento da área superficial do corpo, ela traz também alguns problemas. Um dos principais refere-se à sustentabilidade do corpo. Quando um animal cresce demais, principalmente no ambiente terrestre, passa a ter dificuldade de sustentar o corpo e de se deslocar sem deformá-lo.

Abordaremos detalhadamente no próximo módulo, como as funções biológicas dependem do tamanho e da forma sendo apresentados os diversos sistemas e funções orgânicas dos metazoários.

RESUMO

As partes do corpo de um animal se repetem de forma simétrica. Os principais padrões de simetria encontrados entre os animais são as simetrias bilateral e radial. Geralmente, a primeira está associada a animais que se locomovem, enquanto a última ao hábito de vida sésil e aos animais flutuantes. A simetria radial pode se modificar secundariamente em simetria birradial, quadrirradial, pentarradial e multirradial. Não há consenso sobre qual forma de simetria é a mais primitiva entre os dois padrões básicos (bilateral e radial).

Existe uma relação entre o tamanho e a forma do corpo dos animais. Um aumento no tamanho leva a um aumento proporcionalmente maior do volume do corpo, em relação à superfície. Esta dependência tem consequências no metabolismo animal, já que, é pela superfície corpórea que o animal se relaciona com o meio.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

Considere um cilindro de 2cm de diâmetro e 1cm de comprimento. Sabendo-se que o perímetro do cilindro é igual a $2\pi r$ e a área de uma circunferência é igual a πr^2 , calcule o seu volume e a sua superfície (= área total).

Agora, considere um cilindro com o mesmo diâmetro, mas com o dobro do comprimento. Calcule também o volume e a área total (= superfície). Compare as relações área/volume para os dois cilindros.

Por que você acha que um grande número de animais cresce longitudinalmente e não em todas as dimensões da mesma forma?

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, você verá como, a partir de uma única célula (o ovo ou zigoto), surgem as diferentes partes do corpo dos animais.

objetivos

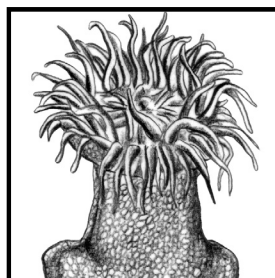
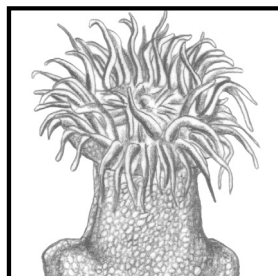
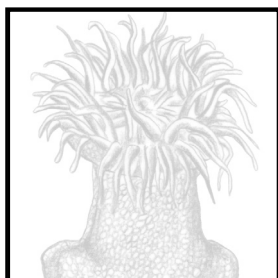
Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer, através do estudo da embriogenia animal, como, a partir de uma célula primordial, origina-se um animal multicelular.
- Relacionar os passos do desenvolvimento embriológico com a filogenia das principais linhagens animais.

Pré-requisitos

Aula 14 – Origem dos metazoários.

Aula 15 – Arquitetura animal – Parte I.



INTRODUÇÃO

Na aula anterior, iniciou-se a apresentação da arquitetura animal, a partir dos padrões de simetria do corpo e da evolução do tamanho corpóreo. Apresentaremos agora o desenvolvimento embrionário dos metazoários, a origem dos folhetos embrionários e como eles se organizam nos principais grupos animais.

DESENVOLVIMENTO EMBRIONÁRIO DOS METAZOÁRIOS

Na primeira aula deste módulo, você aprendeu como um organismo protista poderia, ao longo da história evolutiva, ter originado um animal multicelular ou metazoário. As evidências apresentadas foram baseadas, principalmente, na observação da embriogenia dos atuais grupos de animais, pois em seu desenvolvimento, ou na sua ontogenia, estes passam da fase de uma só célula, o **ovo**, para diversas fases com um número crescente de células.

O destino e o modo como estas células se multiplicam irão diferenciar, em um estágio mais avançado, a forma geral do corpo e, portanto, a diversidade de formas de vida que se conhece atualmente. O conhecimento dos primeiros passos da ontogenia, ou embriogenia, permite o levantamento de hipóteses acerca da origem dos metazoários a partir de seres protistas.

Após as divisões meióticas dos gametas, a fecundação, isto é, a penetração do espermatozóide no óvulo, dá início à fusão dos pró-núcleos masculino e feminino. A união dos dois pró-núcleos haplóides resulta em um **ovo** ou **zigoto**, primeira célula de um animal diplóide. Esta única célula, sozinha, dará origem a todo o corpo do animal. A fecundação estimula o ovo a sofrer um processo de divisão celular, normalmente denominado **clivagem**, como pode ser visualizado na **Figura 16.1**. A clivagem divide o ovo em um número progressivamente maior de células menores, cada uma com o mesmo número de cromossomos.

A clivagem se inicia através de uma divisão longitudinal ou meridional (semelhante aos meridianos do planeta Terra) através dos **PÓLOS ANIMAL** e **VEGETATIVO** do ovo, isto é, no sentido de cima para baixo, dividindo a célula em duas células irmãs. A esta clivagem inicial segue uma outra semelhante, perpendicular à primeira, dividindo a célula primordial ou ovo em quatro novas células, denominadas **blastômeros**.

PÓLO ANIMAL

Porção superior do embrião, ocupando uma posição análoga ao pólo norte do planeta Terra.

PÓLO VEGETATIVO

Porção inferior do embrião, equivalente ao pólo sul da Terra. Este pólo está associado à formação do futuro sistema digestivo.

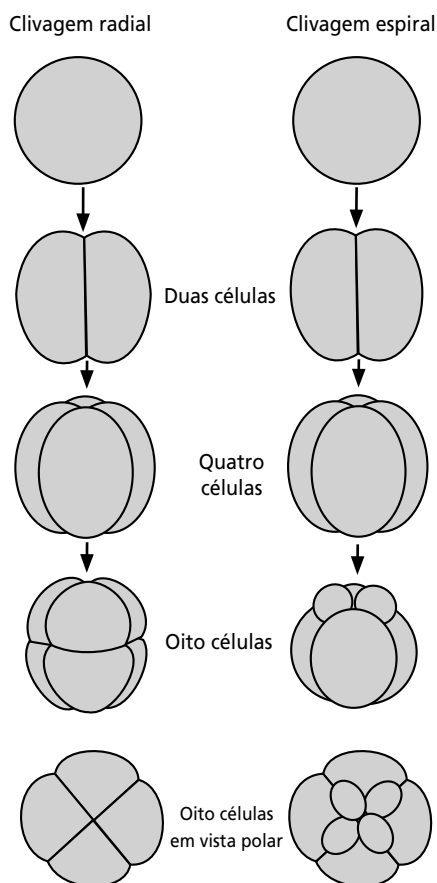


Figura 16.1: Clivagens radial e espiral.

Todo o ovo pode sofrer o processo de divisão em blastômeros, como visto na **Figura 16.1**. Este tipo de divisão é denominado **clivagem total** ou **holoblástica**. A clivagem holoblástica ocorre no ovo de anfíbios e de mamíferos. Em muitos casos, apenas uma pequena porção do ovo sofre clivagem. O resto do ovo permanece como uma massa única que tem a função de nutrir o embrião. Esta massa é denominada **VITELO**. Um exemplo deste tipo de clivagem ocorre no “ovo” da galinha (na realidade o que você come é um óvulo não fecundado) cuja gema é uma massa única que, caso ocorra a fecundação, irá nutrir o embrião localizado no pólo animal. Este tipo de clivagem incompleta é denominado **meroblástica** (**Figura. 16.2**). Como nos passos iniciais da clivagem meroblástica, as células do embrião se restringem a apenas uma pequena área em forma de disco no pólo animal: esta **blástula** é denominada **discoblástula**.

VITELO

Protoplasma de reserva do óvulo dos animais.

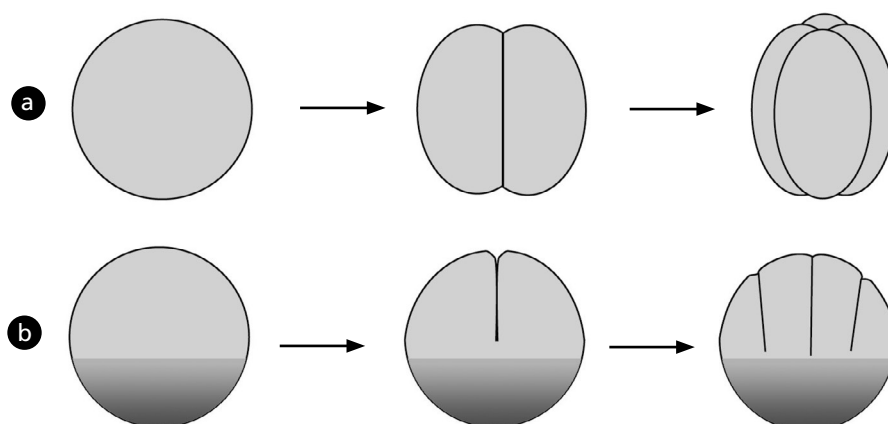


Figura 16.2: (a) Clivagens holoblástica; (b) Clivagem meroblástica.

MICRÔMERO

Mikrós = pequeno, curto; *méros* = parte, segmento.

MACRÔMERO

Makrós = grande, longo; *méros* = parte, segmento.

Na clivagem **holoblástica**, as quatro células-filhas, ou **blastômeros**, continuam sofrendo o processo de clivagem. Com isso originam novos blastômeros, que podem apresentar uma diferença marcante no tamanho, sendo denominadas **MICRÔMEROS**, quando menores ou **MACRÔMEROS**, quando maiores. A partir deste momento é que começam a ocorrer as principais diferenças entre os grupos de metazoários. As divisões subseqüentes das células são transversais, dividindo os quatro primeiros blastômeros em duas partes, uma superior e outra inferior (**Figura 16.1**).

Esta nova configuração, que pode ser visualizada como o globo terrestre, ocorre de duas formas principais:

- na primeira, a clivagem transversal ocorre praticamente no meio, ou no “equador” do embrião; tem-se, neste caso, 8 blastômeros semelhantes a uma laranja com 4 gomos cortada ao meio. Este tipo de clivagem, em que os novos blastômeros são semelhantes e se posicionam exatamente uns sobre os outros, é denominado **clivagem radial**. Visualizando-se o embrião por cima, como se fosse o “pólo norte” do embrião, os blastômeros se posicionam formando uma estrutura semelhante a uma cruz;
- na segunda, a clivagem transversal não é equatorial, mas ocorre numa posição mais superior, originando micrômeros superiores e macrômeros inferiores. Os micrômeros não se posicionam exatamente sobre os macrômeros como se pode visualizar pelo pólo animal (o “pólo norte” do embrião). Eles, após originados, se encaixam nos vãos entre os macrômeros inferiores. Tal tipo de clivagem é denominado **clivagem espiral**, com a sucessão de novas divisões originando um embrião de 16, 32, 64 blastômeros, e assim sucessivamente. A visualização pelo pólo é de uma espiral de blastômeros.

Como os blastômeros vão originar todas as partes do futuro adulto, um dos grandes desafios dos embriologistas ao longo dos últimos séculos foi estabelecer a homologia entre determinados blastômeros e futuros tecidos ou estruturas do animal, ou seja, examinar qual o destino de cada um deles.

Durante o desenvolvimento do embrião de alguns animais, o destino dos blastômeros pode ser estabelecido muito cedo. Nestes casos, o ovo ou embrião é denominado **mosaico** e a clivagem é denominada **determinada**. Este tipo de ovo ocorre, geralmente, naqueles metazoários que apresentam uma **clivagem espiral**.

Os ovos, cujo destino dos blastômeros só é definido tardiamente, são denominados **regulativos**, pois na perda de um ou mais blastômeros, estes podem ser substituídos e a clivagem é denominada **indeterminada**. Normalmente, os ovos regulativos ocorrem naqueles metazoários cuja clivagem é **radial**.

Os primeiros embriologistas observaram que existia uma relação direta entre **clivagem determinada** e **clivagem espiral** e entre **clivagem indeterminada** e **clivagem radial**. Entretanto, em estudos mais recentes (final do século XX), um grande número de exceções tem sido observado, pondo em dúvida a relação entre os tipos de clivagem. Também têm sido encontradas formas de clivagem intermediárias entre os tipos radial e espiral. Novos estudos serão necessários para que se possa avaliar a validade desta generalização para todos os grupos de metazoários

Para os grandes grupos animais o padrão acima parece ser válido. Assim, os animais denominados **protostomados**, como os platelmintos, os anelídeos, os moluscos e os artrópodes, têm **clivagem espiral** e **desenvolvimento determinado**. Já os animais **deuterostomados**, como os equinodermos e cordados, apresentam **clivagem radial** e **desenvolvimento indeterminado**. Esta é a razão de, nos seres humanos, que são deuterostomados, ocorrerem gêmeos idênticos ou gêmeos univitelinos. Assim, o ovo se dividiu em dois e, como o destino dos blastômeros ainda não estava determinado, cada metade originou um indivíduo inteiro. Nos protostomados, um ovo que, por alguma falha, se dividiu, não vinga, pois cada metade originará apenas metade do corpo do animal, uma vez que o destino dos blastômeros foi determinado muito cedo.

Formação da Blástula

PRIMEIRO FOLHETO
EMBRIONÁRIO = ECTODERMA

ECTODERMA

Ecto = fora, externo;
Derma = pele,
 camada, folheto.
 A mais externa das
 três camadas
 germinativas
 primárias do embrião.

Após uma série de clivagens, geralmente o embrião se torna oco, com uma cavidade interna, preenchida por líquidos, denominada **blastocoele**. Nesta fase do desenvolvimento, o embrião é denominado **blástula** (ver aula anterior sobre origem dos metazoários). A blástula nem sempre apresenta uma blastocoele espaçosa. Esta pode ser reduzida, ou mesmo estar ausente, naqueles casos em que a clivagem do ovo não é total, a chamada **clivagem meroblástica**. Se a blástula for realmente oca, ela é denominada **celoblástula**; se for maciça, sem cavidade, é denominada **estereoblástula** (Figura 16.3).

Até esta fase, o embrião apresenta células de apenas um tipo, ou seja, um único folheto embrionário. Neste caso, por ser geralmente externo e recobrir uma cavidade, este folheto é denominado **ECTODERMA**. O ectoderma vai originar toda a superfície externa do corpo, como a epiderme, os pêlos e as unhas, os sistemas nervoso e sensorial e as membranas mucosas da boca e do ânus.

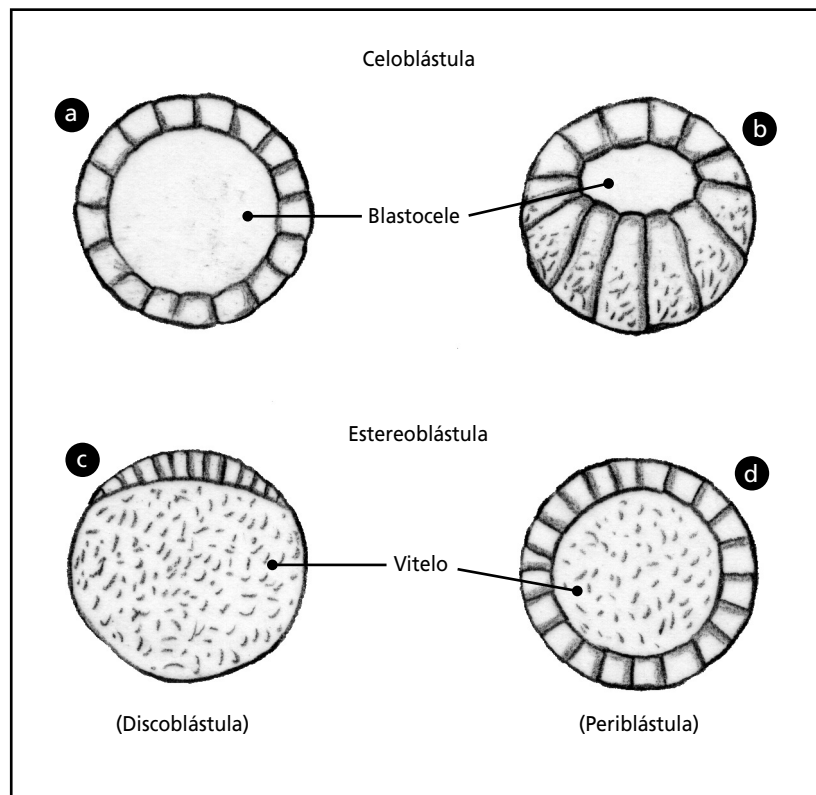


Figura 16.3: (a/b) Celoblástula; (c/d) estereoblástula.

Gastrulação

A fase denominada **GASTRULAÇÃO** é aquela em que surge o **SEGUNDO FOLHETO** do embrião. Todos os metazoários adultos têm pelo menos dois folhetos embrionários. O novo folheto se originará internamente e dará origem ao tubo digestivo e demais órgãos associados ao processo de digestão, sendo denominado **ENDODERMA**. O embrião, agora com dois folhetos, o ectoderma e o endoderma, é denominado **gástrula**. Alguns animais como, por exemplo, os cnidários, atingem seu máximo desenvolvimento neste estágio, sendo, portanto, denominados **diploblásticos** (com dois folhetos embrionários).

**SEGUNDO FOLHETO
EMBRIONÁRIO =
ENDODERMA**

ENDODERMA
Endo = dentro,
interno; *derma* = pele,
camada, folheto.
A mais interna
das três camadas
germinativas
primárias do embrião.

COMO OCORRE A GASTRULAÇÃO?

A gastrulação pode ocorrer de diversas formas. Na mais comum, a gastrulação ocorre através de uma **INVAGINAÇÃO** (base da teoria de origem dos metazoários de Haeckel apresentada na aula anterior), com algumas células do ectoderma migrando para dentro, em direção à blastocela (Figura 16.4). Neste processo, forma-se uma abertura, o **blastóporo**, e as células da parte interna, o endoderma, originam uma nova cavidade denominada **ARQUÊTERON**. A gastrulação por invaginação só ocorre em animais que possuem uma blástula oca, a **celoblástula**.

**GASTRULAÇÃO POR
INVAGINAÇÃO**

ARQUÊTERON

Tubo digestivo primitivo, *arque* = primitivo, como em *arcaico*; *enteron* = tubo digestivo, daí a palavra *enterologista* = médico especializado em intestino ou tubo digestivo.

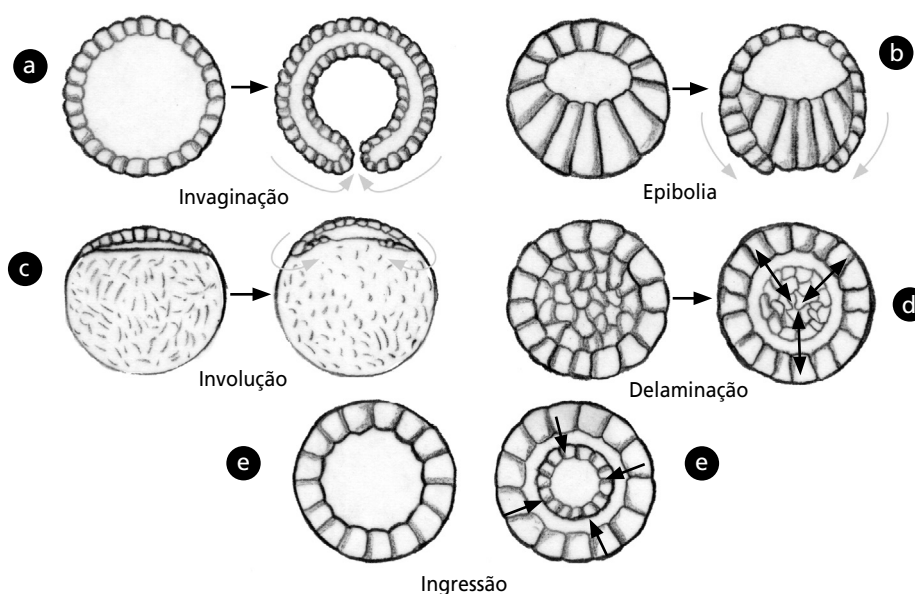


Figura 16.4: Tipos de gastrulação.

PROTOSTOMADOS

Relativo a **PROTOSTÔMIO** – Boca primária ou primitiva, *prot(o)* = primeiro; *stôma* = boca. São protostomados: Annelida (minhocas, sangue-sugas etc.), Arthropoda (aranhas, camarões, insetos, lacraias etc.), Mollusca (caramujos, mariscos, polvos etc.) etc.

GASTRULAÇÃO POR EPIBOLIA

DEUTEROSTOMADOS

– relativo **DEUTEROSTÔMIO** – Boca secundária, *deúter(o)* = segundo; *stôma* = boca. São deuterostomados: Chordata (anfíbios, aves, mamíferos, peixes etc.), Echinodermata (estrela-do-mar, pepino-do-mar, ouriço-do-mar etc.) etc.

GASTRULAÇÃO POR INGRESSÃO

O destino do blastóporo vai se diferenciar nas duas principais linhagens animais.

- Nos **PROTOSTOMADOS**, o blastóporo originará a futura boca.
- Nos **DEUTEROSTOMADOS**, o blastóporo se fechará e o ânus surgirá próximo da região onde antes se localizava o blastóporo.

Outra forma de gastrulação ocorre nas **estereoblástulas** em que a blastocele é pequena e localizada próximo ao pólo animal. Neste caso, os micrômeros, localizados sobre o pólo animal crescem sobre os macrômeros do pólo vegetal, encobrindo-os totalmente (**Figura 16.4**). No ponto onde os micrômeros em crescimento se encontram, vai formar-se o blastóporo. O processo é denominado **EPIBOLIA**. Os micrômeros que envolvem a gástrula se tornam o ectoderma, enquanto os demais se tornam o endoderma.

As demais formas de gastrulação, como a **invólução**, a **INGRESSÃO** e a **delaminação**, são restritas apenas a grupos como alguns vertebrados (invólução), poríferos e celenterados (ingressão) e certos cnidários hidróides (delaminação), ocorrendo em ovos holoblásticos e meroblásticos. Estas formas de gastrulação podem ser visualizadas na **Figura 16.4**.

A invólução parece ser uma modificação do processo de epibolia. Ocorre nas estereoblástulas onde a blastocele é muito pequena ou praticamente ausente e onde a clivagem é incompleta, do tipo meroblástica. A formação do endoderma no processo de invólução ocorre através de uma migração de células sob o disco do ectoderma. Porém, o endoderma ainda se encontra sobre a massa de vitelo que ocupa a maior parte do ovo. Forma-se, portanto, um embrião cujas células se restringem a uma pequena porção dorsal do embrião.

A **GASTRULAÇÃO POR INGRESSÃO**, comum em poríferos e diversos celenterados, ocorre apenas em blástulas ocas, as celoblástulas. Assim, as células do ectoderma, que formam a parede da blástula, se dividem, produzindo novas células internamente, as quais se soltam no interior da blastocele formando o novo folheto, o ectoderma.

A delaminação que ocorre apenas em alguns hidrozoários é semelhante à ingressão, porém ocorre em blástulas maciças, as estereoblástulas. As células externas da parede do corpo se separam das células internas, originando respectivamente o ectoderma e o endoderma.

Embora existam cinco tipos de gastrulação, não é difícil perceber que todos apresentam alguns passos em comum, indicando portanto que cada tipo é fruto de uma modificação de um dos outros tipos de gastrulação.

O próximo folheto embrionário que surge é o **MESODERMA**, que dará origem à musculatura e a diversos órgãos internos. Este folheto ocorre nos animais denominados triploblásticos (com três folhetos), como é o caso das duas linhagens já citadas: os protostômios e os deuterostômios. O surgimento deste terceiro folheto geralmente está associado ao surgimento de uma nova cavidade corpórea, o celoma, que substitui ou se funde à blastocele, a cavidade principal da maioria dos grupos animais atuais.

Os processos de origem da mesoderma serão abordados na próxima aula juntamente com a origem do celoma.

GASTRULAÇÃO POR DELAMINAÇÃO

TERCEIRO FOLHETO EMBRIONÁRIO = MESODERMA

MESODERMA

Meso = meio; *Derma* = pele, camada, folheto. A camada média, das três camadas germinativas primárias do embrião.

RESUMO

Os processos pelos quais um organismo metazoário se origina a partir de uma única célula, o ovo ou zigoto, podem ser observados nos primeiros passos do seu desenvolvimento embrionário. O ovo primordial começa a se transformar em um animal multicelular, através de uma série de divisões celulares, ou seja, a partir da clivagem que origina os blastômeros. A clivagem pode ser do tipo radial ou espiral, dependendo de como os blastômeros se posicionam uns em relação aos outros. Após uma série de clivagens, um embrião encontra-se organizado na forma de uma massa de células, denominada blástula, cuja cavidade interna é denominada blastocele.

A blástula pode ser maciça, do tipo estereoblástula, ou oca, do tipo celoblástula. As células externas formam o primeiro folheto embrionário, o ectoderma; enquanto o próximo folheto, o endoderma, vai se originar internamente, num processo denominado gastrulação. Dependendo do tipo de blástula, a gastrulação pode ocorrer de cinco formas diferentes, observadas nos diversos grupos animais. Muitos grupos animais, os triploblásticos, apresentam um terceiro folheto embrionário, o mesoderma. O surgimento deste novo folheto está associado, em muitos casos, ao surgimento de uma nova cavidade corpórea, o celoma.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Os processos de formação do mesoderma e do celoma serão abordados na próxima aula.

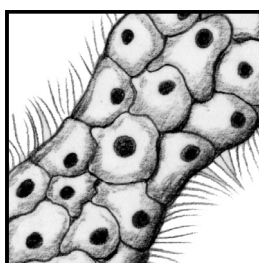
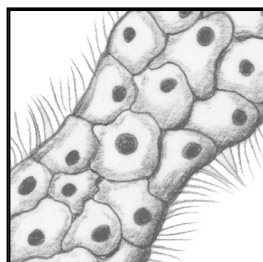
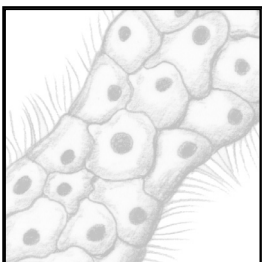
Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Aprender a embriogenia dos animais triploblásticos, apresentando as principais etapas do surgimento do mesoderma.
- Conhecer como este novo folheto embrionário pode originar uma nova cavidade corpórea, o celoma, a qual irá substituir a blastocele ao longo do desenvolvimento embrionário.
- Compreender como as etapas da ontogenia podem ser relacionadas com a reconstrução da história evolutiva dos principais ramos animais.

Pré-requisitos

Aula 15 – Arquitetura animal – Parte I.

Aula 16 – Arquitetura animal – Parte II.



INTRODUÇÃO

Na última aula, mostramos a você as diversas formas pelas quais o endoderma surge a partir de uma blástula, originando uma gástrula composta por dois folhetos embrionários. Alguns animais como, por exemplo, os cnidários, atingem seu máximo desenvolvimento neste estágio, sendo, portanto, denominados diploblásticos. Na maioria dos metazoários esta é apenas uma etapa do desenvolvimento embrionário, ou seja, da sua ontogenia. Neles, este estágio é sucedido por novos eventos, incluindo o surgimento de um terceiro folheto embrionário, o mesoderma. Por isso, esses metazoários são denominados triploblásticos e representam a maior parte da diversidade animal. Durante o desenvolvimento embrionário dos animais triploblásticos, o mesoderma pode se originar de dois modos distintos. É da formação deste terceiro folheto embrionário que iremos tratar nesta aula.

ORIGEM DO MESODERMA E DO CELOMA NOS PROTOSTÔMIOS

MESENTOBLASTO

A denominação mesentoblasto deriva dos termos mesênquima e blastômero, isto é, a célula que origina o mesênquima. O termo mesênquima é utilizado para os tecidos de preenchimento animal, que no caso são todos originados pelo mesoderma.

Nos protostômios, aqueles triploblásticos em que a clivagem é determinada, o destino dos blastômeros é estabelecido muito cedo em sua embriogenia. Por exemplo, todo o mesoderma se origina de um único blastômero, quando a blástula é constituída de apenas 64 células. Este blastômero, denominado **MESENTOBLASTO**, **célula mesentoblástica** ou simplesmente **célula M**, migra para o interior da blastocele. A **célula M** divide-se em duas células, denominadas **teloblastos**, as quais vão originar, nos dois lados do corpo destes animais, um novo folheto embrionário, o mesoderma.

As células-filhas, os teloblastos, começam a se multiplicar dentro da blastocele formando massa deste novo folheto, que ocupa portanto uma posição intermediária entre o ectoderma e o endoderma.

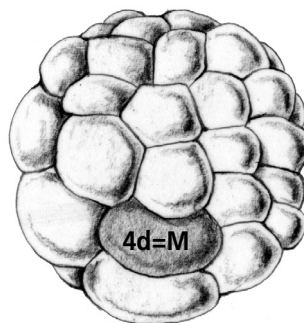


Figura 17.1: Blástula com célula mesentoblástica.

Com o crescimento desta massa, podem ocorrer três situações distintas quando o animal atinge a forma adulta:

- A massa preenche todo o espaço antes ocupado pela blastocele, originando um animal praticamente maciço (**Figura 17.2.a**).
- A massa de células preenche apenas parcialmente a blastocele, que, portanto, permanece quando o animal atinge a fase adulta (**Figura 17.2.b**).
- Durante o crescimento a massa de mesoderma se fende internamente, originando uma nova cavidade, denominada **celoma**, a qual substituirá a blastocele (**Figura 17.2.c**).

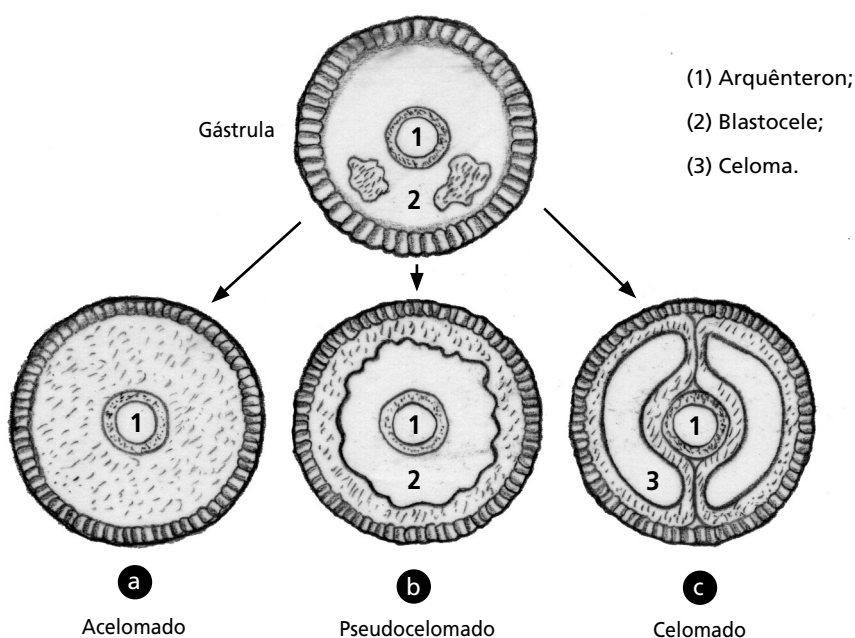


Figura 17.2: Condições acelomada, pseudocelomada e celomada.

Na **Figura 17.2**, você pode observar estas três situações. As denominações **acelomado**, **pseudocelomado** e **celomado** serão explicadas mais adiante, e estão relacionadas ao surgimento, ou não, do celoma.

Na **Figura 17.3**, você tem passo a passo o processo de formação do celoma dos protostômios.

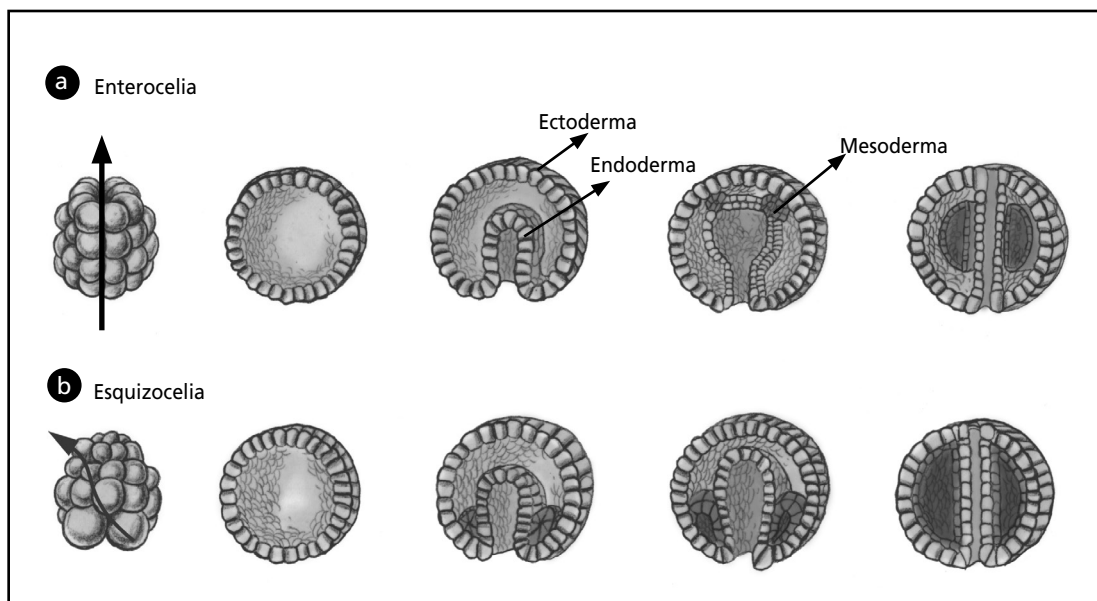
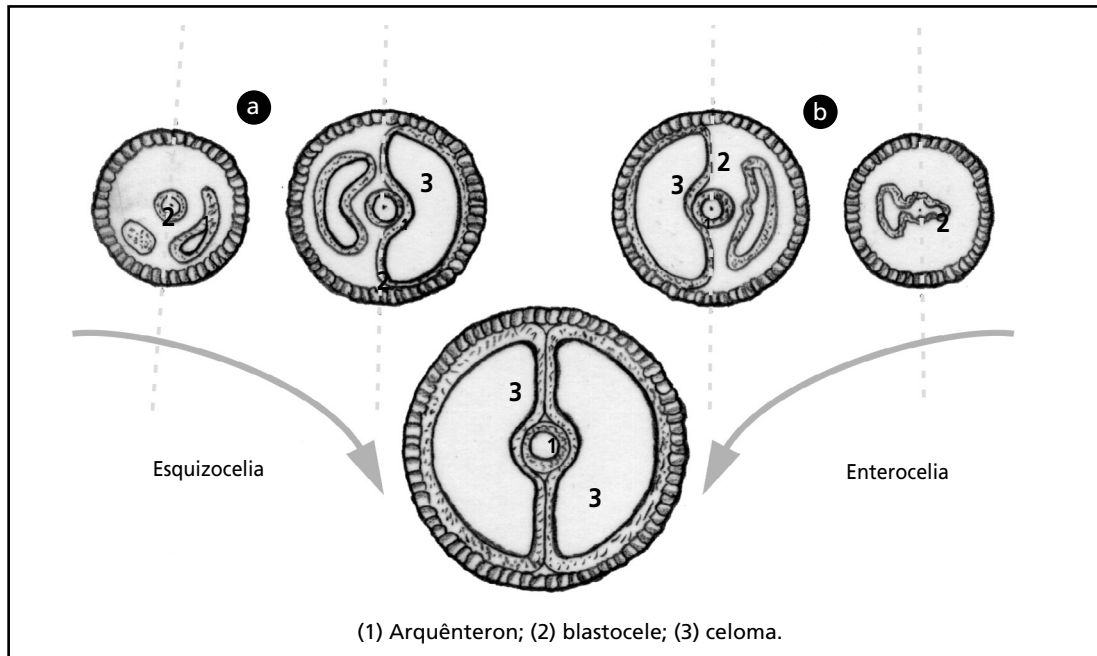


Figura 17.3: Origem do celoma.

O celoma torna-se a principal cavidade do corpo do animal adulto, embora tenha surgido secundariamente na ontogenia. Os animais triploblásticos que apresentam esta cavidade são denominados **celomados** e estão entre os grupos animais mais conhecidos e diversos entre todos os protostômios. A grande diversidade adaptativa e de formas dos grupos celomados indica que esta cavidade tem um papel extremamente importante na história evolutiva dos animais. As possíveis vantagens adaptativas, assim como a possível origem evolutiva de tal cavidade, serão discutidas em detalhes na próxima aula.

Devido à importância desta cavidade na história evolutiva dos animais, aqueles animais maciços cujo mesoderma preenche totalmente o espaço antes ocupado pela blastocele são denominados **acelomados**. Esta é uma denominação infeliz, pois está baseada na ausência de uma característica (imagine que todas as pessoas – homens ou mulheres – que não apresentam bigodes, fossem denominadas de **abigodados**). Entretanto, devido ao uso histórico desse termo, ele tem se mantido até os dias de hoje na literatura científica.

Já os animais **pseudocelomados** (= celoma falso) são aqueles cuja blastocele se mantém na forma adulta, devido ao não preenchimento total desta cavidade pelo mesoderma. Este termo também é outra denominação infeliz, pois a cavidade que aparece no adulto é a blastocele (que aliás, surgiu no desenvolvimento embrionário muito antes do celoma pensar em existir).



Mas por que, nos casos em que a blastocele permanece no adulto, esta não pode receber a denominação de celoma?

A resposta a esta questão está na definição formal de celoma.



Celoma é a cavidade principal do corpo dos animais celomados, a qual é totalmente revestida pelo mesoderma.

Portanto, nos ditos pseudocelomados, o mesoderma não reveste totalmente a cavidade do corpo (uma blastocele permanente), a qual tem contato com o endoderma, como pode ser visto na **Figura 17.2**.

Durante o desenvolvimento embrionário dos protostomados, o celoma se origina através de uma fissão da massa de mesoderma em crescimento. Este modo de formação do celoma é denominado **ESQUIZOCELIA**. Sendo, esta, mais uma característica do grupo, além daquelas apresentadas na aula anterior:

- Blastóporo origina a boca.
- Clivagem espiral.
- Clivagem determinada.

ESQUIZOCELIA

Esquizo = fissão; *Cele*
= cavidade.

ORIGEM DO MESODERMA E DO CELOMA NOS DEUTEROSTÔMIOS

Nos deuterostômios, as células que originarão o mesoderma não estão definidas na fase de blástula. A definição se dá apenas após a gastrulação, quando o endoderma já forma o tubo digestivo primitivo ou arquênteron. De sua parede, surgem bolsas laterais que vão aumentando progressivamente de tamanho, aumentando muito o tamanho do tubo digestivo (**Figura 17.3**). Estas bolsas, em um determinado momento, se soltam do tubo digestivo, originando o mesoderma, um novo folheto embrionário na ontogenia destes animais. As bolsas, agora livres do tubo digestivo, continuam a crescer, ocupando o espaço da blastocele. No final, esta cavidade primitiva é totalmente ocupada pelas bolsas, as quais apresentam, por sua vez, uma cavidade interna, totalmente revestida pela parede de mesoderma, e portanto denominada **celoma**, como visto no segundo item desta aula.

Note que, embora nos triploblásticos os processos de formação do celoma, nos protostômios e nos deuterostômios, sejam distintos, o resultado final é muito semelhante. Em ambos, o celoma é uma cavidade secundária (que surge depois da blastocele na ontogenia) que torna-se a principal cavidade do corpo do adulto. Isto evidencia bem a importância da ontogenia no estudo da história evolutiva dos organismos, pois estruturas, aparentemente idênticas, podem se originar de forma muito diferente.

O processo de origem embrionária do celoma é denominado **ENTEROCELIA** ou origem **enterocélica**, já que o celoma é formado a partir de bolsas do tubo digestivo.

ENTEROCELIA

Entero = tubo digestivo;
cele = cavidade.

ORIGEM DA METAMERIA OU SEGMENTAÇÃO

A segmentação ou metameria é muito comum em diversos grupos de animais triploblásticos. Ela está intimamente relacionada com o surgimento do mesoderma e do celoma. A metameria ou segmentação pode ser definida formalmente como: **repetição seriada de partes do corpo, incluindo representantes dos órgãos e sistemas.**

Esta definição se aplica aos animais cuja divisão do corpo se inicia no mesoderma, durante sua ontogenia. Como é o mesoderma que origina a maioria dos órgãos, a segmentação deste folheto se refletiria nos diversos órgãos e sistemas.

Alguns protistas e vermes com o corpo dividido em diversos segmentos (**Figura 17.4**), apresentam uma forma de pseudometamerismo, não sendo considerados como verdadeiramente metaméricos. Apesar de o corpo destes animais ser segmentado, em seus segmentos não está incluído a maioria dos órgãos e sistemas.

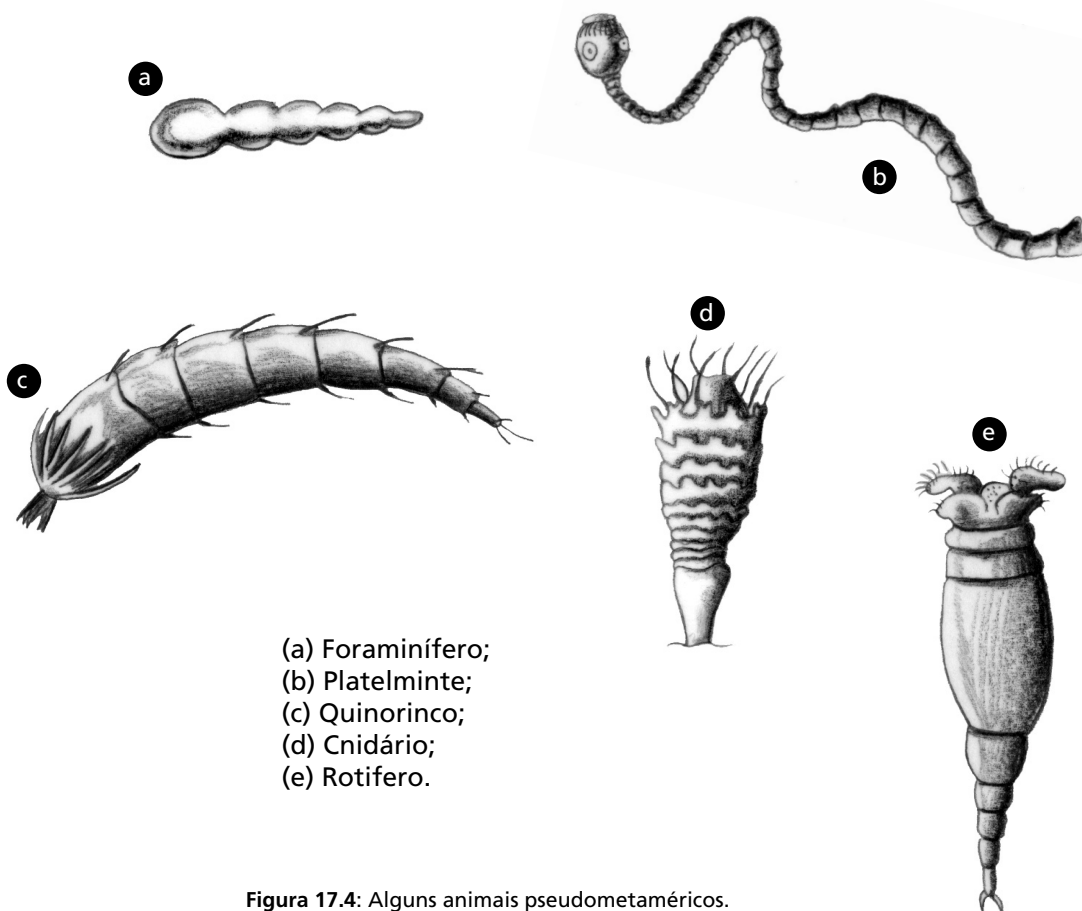
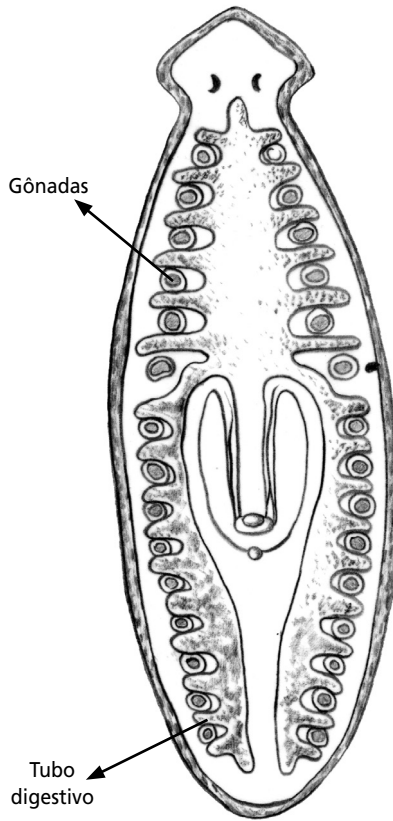


Figura 17.4: Alguns animais pseudometaméricos.



Esta distinção entre metameria verdadeira e falsa, entretanto, não é tão simples. Algumas planárias, animais considerados como não-metaméricos, apresentam gônadas seriadas, com o tubo digestivo ocupando os espaços entre elas (Figura 17.5). Nestes animais, portanto, existe uma forma de metameria interna, embora esta não se reflita na superfície corpórea. As populares solitárias, que são platelmintes como as planárias, apresentam uma série de segmentos, denominados **proglótides**, embora também façam parte de um grupo considerado como não-metamérico.

Figura 17.5: Pseudometamerismo em planária.

ORIGEM EMBRIONÁRIA DA METAMERIA

A origem embrionária da metameria ocorre junto com o surgimento do mesoderma. Apresentaremos a seguir como ocorrem estes processos ontogenéticos nos dois grandes grupos animais.

Os deuterostômios são um grupo de metazoários sempre metaméricos. A metameria nos adultos dos deuterostômios mais primitivos difere daquela dos protostômios pelo número restrito de segmentos. Seu corpo é dividido basicamente em três metâmeros (Figura 17.6).

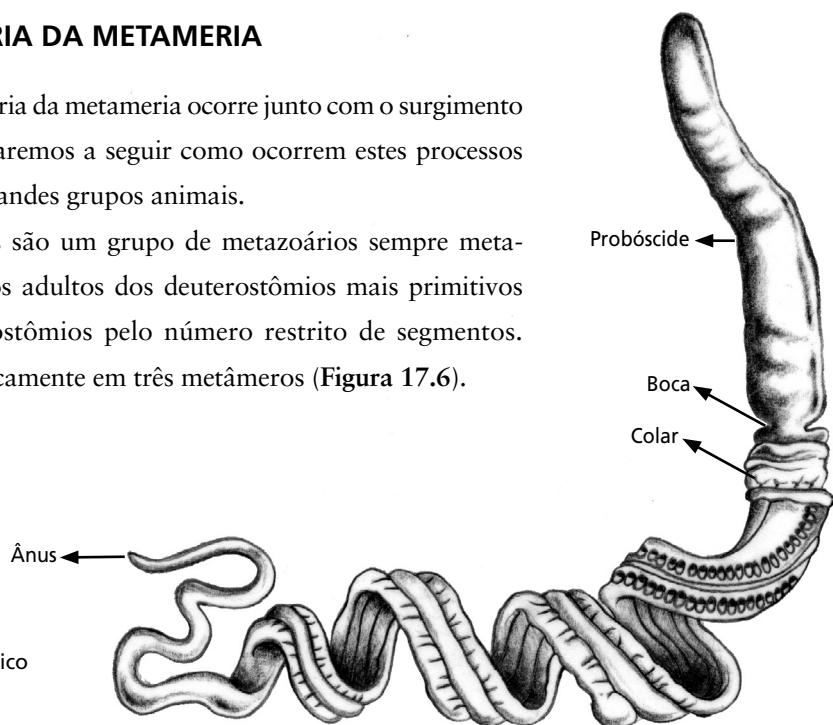


Figura 17.6: Animal metamérico tripartido (*Balanoglossus sp.*).

Alguns deuterostômios mais derivados, como os vertebrados e alguns equinodermos, apresentam ainda uma metameria secundária, que está associada principalmente à locomoção. Nestes casos, os músculos ou esqueletos são divididos em segmentos secundários para facilitar a locomoção. Essa metameria secundária não atinge os demais órgãos e sistemas.

Nos deuterostômios, as bolsas que originam o mesoderma, a partir de evaginações do tubo digestivo primitivo, dividem-se em três porções denominadas protocele, mesocele e metacele. Elas, após se desprenderem, formam um conjunto de três “pacotes” de celoma (envolvidos pelo mesoderma) conforme pode ser visualizado, em corte sagital, no processo de enterocelia (Figura 17.7).

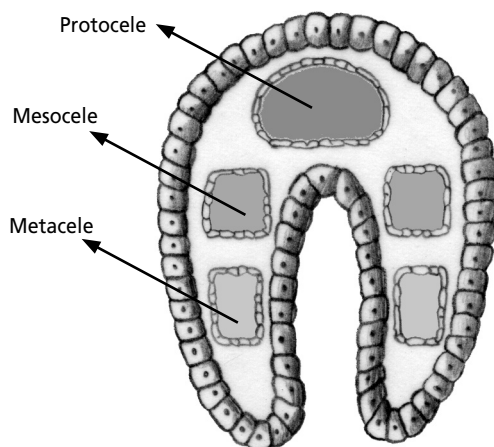


Figura 17.7: Enterocelia em corte sagital.

Nos protostômios, nos quais o mesoderma se origina da célula mesentoblástica (Figura 17.3), a fissão das duas massas mesodérmicas se dá na forma de pequenos “pacotes”. Eles irão formar de 3 a 12 segmentos, denominados **segmentos** ou **metâmeros larvais** (Figura 17.8), os quais permanecem por toda a vida do animal.

Após esta fase e ao longo de todo o desenvolvimento, novos metâmeros são produzidos, de forma diferente, na região posterior do corpo. Este crescimento continua através de duas massas de células localizadas ao lado do ânus. Elas vão produzir, de forma gradual, os novos segmentos. Este tipo de crescimento é conhecido como **crescimento teloblástico** e os segmentos produzidos são os **segmentos** ou **metâmeros adultos** (Figura 17.8).

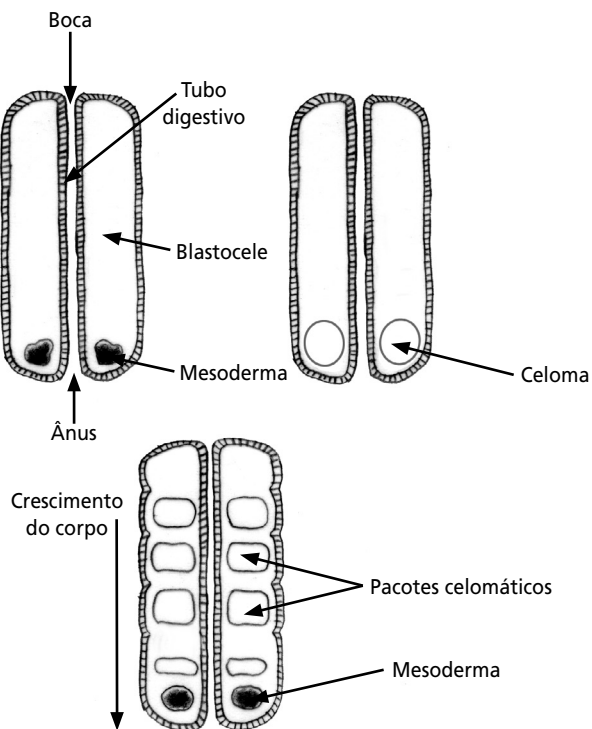


Figura 17.8: Crescimento teloblástico.

Portanto, os primeiros segmentos de um protostômio metamérico (ou segmentado) têm a mesma idade. Eles podem ser distinguidos dos demais pela ausência de alguns órgãos ou sistemas comuns nos adultos. Os metâmeros adultos, por sua vez, são progressivamente mais jovens quanto mais próximo do ânus se localizarem.

Se alguém lhe perguntar qual a parte mais velha de uma minhoca, a resposta é simples, aquela mais próxima do ânus. O problema será você resolver o velho dilema de qual é a cabeça e qual é a cauda da minhoca.

O conhecimento da ontogenia do mesoderma, do celoma e da metameria será fundamental para que se possa estabelecer hipóteses ou teorias sobre a origem evolutiva destas estruturas que, como veremos, foram fundamentais para a diversificação dos metazoários no planeta.

RESUMO

Nesta aula, você viu como o mesoderma, o celoma e a metameria aparecem ao longo do desenvolvimento embrionário dos metazoários triploblásticos. Nos protostômios a origem é através de uma massa de células que invadem a blastocele. Esta massa pode: a) preencher totalmente a cavidade primária ou blastocele (acelomados); b) preencher apenas parcialmente, restando uma boa parte da cavidade primária (pseudocelomados); c) ocupar toda a cavidade, mas com o mesoderma sofrendo uma fissão interna que origina uma nova cavidade corpórea, o celoma (celomados). Nos deuterostômios, o mesoderma surge a partir de bolsas do tubo digestivo primitivo, as quais, ao se soltarem, ocupam o espaço da blastocele, mantendo uma cavidade interna revestida de mesoderma, o celoma. O processo de formação do celoma, nos protostômios, é denominado esquizocelia, enquanto, nos deuterostômios, é denominado enterocelia.

O aparecimento do celoma e do mesoderma está associado à repetição seriada de partes do corpo, a metameria ou segmentação. Ela surge de forma distinta nos dois grandes grupos de metazoários. Nos protostômios, produz, por crescimento teloblástico, segmentos ou metâmeros numerosos, e nos deuterostômios, apenas três metâmeros, como é visível nos deuterostômios mais primitivos. Estas estruturas foram fundamentais para a diversificação dos metazoários no planeta.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

Construa um diagrama mostrando as formas como surgem o mesoderma, o celoma e a metameria nos animais.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, veremos que a maioria dos grupos animais são de animais celomados e metaméricos, por esta razão serão discutidas quais as possíveis vantagens, do ponto de vista adaptativo, destes animais possuírem um celoma e um corpo metamérico.

Celoma, metameria e a diversidade animal

AULA 18

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

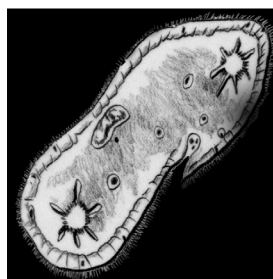
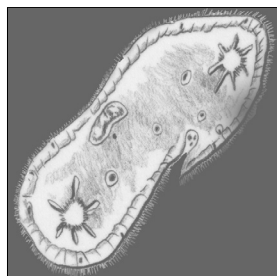
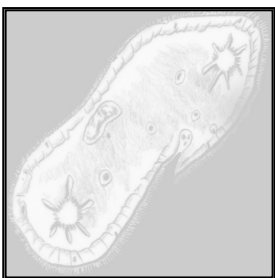
- Aprender as principais vantagens adaptativas do celoma e da metameria e sua relação com a diversidade morfológica dos metazoários.

Pré-requisitos

Aula 15 – Arquitetura animal – Parte I.

Aula 16 – Arquitetura animal – Parte II.

Aula 17 – Origem do mesoderma.



INTRODUÇÃO

Na última aula, mostramos a você como o celoma e a metameria surgem ao longo do desenvolvimento embrionário dos animais triploblásticos. Devido ao fato de tanto o celoma como a metameria serem características comuns aos metazoários que apresentam a maior diversidade de formas e de espécies, procuraremos sintetizar as possíveis vantagens adaptativas destas características.

CELOMA E METAMERIA COMO "GATILHO" DA DIVERSIFICAÇÃO ANIMAL

Como você viu, nas disciplinas Dinâmica da Terra e Diversidade dos Seres Vivos, a vida surgiu muito cedo na história geológica da Terra. Apenas poucos milhões de anos separam a formação da Terra e o aparecimento das primeiras evidências da presença de vida.

Embora a vida tenha surgido muito cedo, ela foi se desenvolvendo a passos lentos, pelo menos no tocante ao tamanho e à diversidade morfológica dos seres vivos. Aparentemente, nos primeiros bilhões de anos, houve uma evolução do aparato bioquímico, do surgimento das primeiras células e de todo o seu maquinário. As células dos primeiros procariotos e, principalmente, dos primeiros eucariotos não diferem muito das células de um animal complexo e de grande tamanho, como uma baleia ou uma mosca, por exemplo.

Conforme mostramos na Aula 14 (Origem dos metazoários), a história da vida no planeta pode ser representada como uma “longa estrada”.

Quanto à morfologia, os primeiros organismos eram formas de tamanho pequeno e, provavelmente, habitantes do fundo do mar, local ao qual se restringia a vida. Desde o surgimento da vida, há cerca de 3,8 bilhões de anos, decorreram pelo menos 2,8 bilhões de anos até o aparecimento dos primeiros metazoários. Eles eram, entretanto, formas de pequeno tamanho e ocupavam os mesmos nichos que seus contemporâneos protistas.

O registro fóssil, embora incompleto, não traz qualquer evidência de animais de maior porte até aproximadamente 565 milhões de anos atrás. É nesse período que aparecem os primeiros fósseis de animais macroscópicos, atingindo uma escala de vários centímetros.

Essa fauna, denominada **FAUNA DE EDIACARA**, era caracterizada por animais supostamente fixos e de afinidade pouco clara com a fauna atual. É provável que fossem animais como poríferos e cnidários.

Entretanto, há cerca de 535 milhões de anos, surge uma maior diversidade de fósseis, seja quanto ao número de espécies seja quanto ao número de grupos animais. Praticamente, todos os filos animais atuais estão representados nesses registros fossilíferos. Esse curto período geológico, denominado Período Cambriano, é um marco na história evolutiva dos animais, surpreendendo pelo surgimento de muitos planos corpóreos novos. Devido a isto, esse evento foi denominado por muitos autores **EXPLOÇÃO CAMBRIANA** ou **big-bang**, numa analogia com o termo utilizado para a explosão que teria originado o Universo.

Os fatores que poderiam justificar tal mudança no cenário evolutivo são:

- um incremento ainda maior nos níveis de oxigênio livre na atmosfera, devido ao aumento de organismos fotossintetizantes;
- mudanças no fundo marinho propiciando o surgimento de fundos rasos, as plataformas continentais, onde a fotossíntese seria possível próxima ao fundo;
- a elevação da diversidade da vida levaria ao aumento das interações entre as espécies, como a competição e a predação, causando uma maior pressão seletiva e, conseqüentemente, diversificação animal;
- alterações genéticas, como duplicação de genes e grupos de genes.

FAUNA DE EDIACARA

A denominação Ediacara deve-se à localidade na Austrália de onde foram descritos os primeiros fósseis dessa fauna. Este é um procedimento comum em estudos paleontológicos.

EXPLOÇÃO CAMBRIANA

Do ponto de vista zoológico, todos esses fatores são relevantes, mas fica uma questão: Quais caracteres adaptativos justificariam uma diversificação tão intensa?

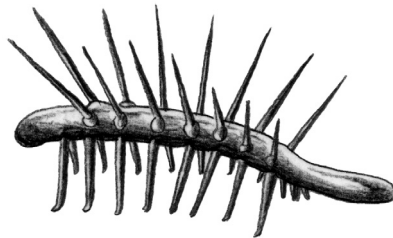
Para respondê-la, poderíamos observar a fauna cambriana, procurando os caracteres novos, comuns à maioria da fauna e que estavam ausentes no registro fóssil antes desse período.

Em uma rápida observação da **Figura 18.1**, onde estão representadas as reconstruções dos principais animais da **FAUNA CAMBRIANA**, podemos notar algumas características comuns:

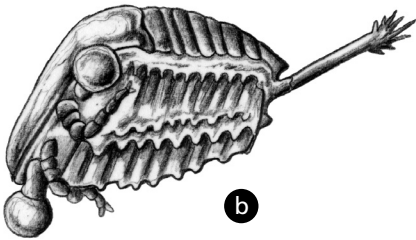
- os metazoários representados apresentam dimensões relativamente muito grandes (alguns atingindo mais de 50cm de comprimento);
- muitos animais são metamerizados (= segmentados);
- é freqüente a ocorrência de espécies móveis;
- muitos apresentam esqueletos complexos;
- a maioria apresenta uma afinidade com grupos celomados atuais.

FAUNA CAMBRIANA

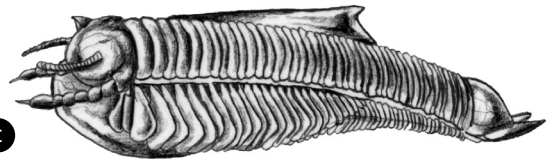
A página na World Web apresentada abaixo fornece fotos de fósseis do período Cambriano, especialmente do Folhelho de Burgess no Canadá. As fotos são acompanhadas de desenhos que procuram reconstituir a aparência dos animais daquele período. São alguns dos fósseis mais bem preservados de que se têm notícias, e técnicas recentes de estudo permitiram, inclusive, estudar algumas estruturas internas do corpo, algo extremamente raro em pesquisas paleontológicas. Link na internet: http://www.geo.ucalgary.ca/~macrae/Burgess_Shale/



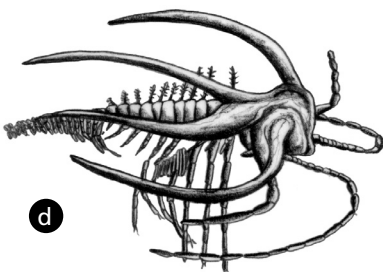
(a)



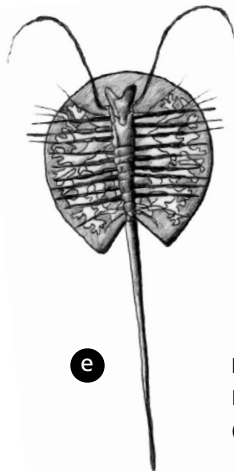
(b)



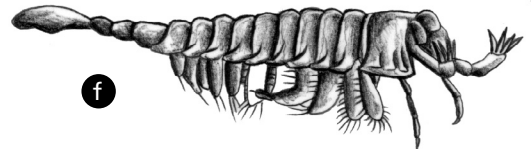
(c)



(d)



(e)



(f)

Figura 18.1: Exemplos de fauna do cambriano. (a) Hallucigenia, (b) Sarotrocerus, (c) Branchiocaris, (d) Marella, (e) Burgessia, (f) Yohoia.

Vamos, neste momento, nos deter no celoma e na metameria, pois como veremos mais adiante, o aumento do tamanho, a mobilidade e os esqueletos complexos são conseqüências da presença de um corpo celomado e metamerizado.

É, portanto, plausível que o celoma, em conjunto com a metameria, tenha tido um papel adaptativo fundamental para a diversificação animal em diversos planos corpóreos, como é o caso dos filos encontrados atualmente.

Os filos não celomados são aqueles pouco conhecidos pelas pessoas comuns. Isto é uma indicação, meio grosseira, da baixa diversidade morfológica e de hábito, ou mesmo pequena abundância dos não celomados.

Fica relativamente claro por que os zoólogos e evolucionistas consideram o celoma e a metameria como “gatilhos da diversificação animal”.

Mas quais seriam as vantagens adaptativas de uma estrutura como o celoma e a metameria?

Como estamos trabalhando com hipóteses acerca de animais que viveram há mais de 300 milhões de anos e, portanto, impossíveis de serem testadas com simples experimentos de laboratório, procuraremos sugerir possíveis vantagens adaptativas.

Para isso, devemos tomar como referência a fauna e o ambiente atual, tendo sempre em mente que aqueles animais do cambriano realmente existiram. Portanto, qualquer hipótese acerca de possíveis ancestrais deve considerar a funcionalidade daqueles animais.

VANTAGENS ADAPTATIVAS DO CELOMA

O celoma, sendo a cavidade principal do corpo, teria as seguintes funções:

- Espaço para o tubo digestivo e para a sua livre movimentação.
- Aumento do tamanho do corpo sem o incremento proporcional do volume de células.
- Espaço para transporte de alimentos, gases e resíduos metabólicos.
- Esqueleto hidrostático.

Espaço para o tubo digestivo e para sua livre movimentação

Uma cavidade espaçosa dentro do corpo permite que o tubo digestivo possa ser mais longo do que em um animal sem cavidade, no qual os espaços internos são ocupados por células mesodérmicas. Isto permite, ainda, um aumento na variedade de alimentos a serem consumidos, principalmente em um animal de grande porte. Esse tubo pode, portanto, apresentar enrolamentos (como o nosso intestino) ou divertículos (projeções ou alças laterais) (Figura 18.2).

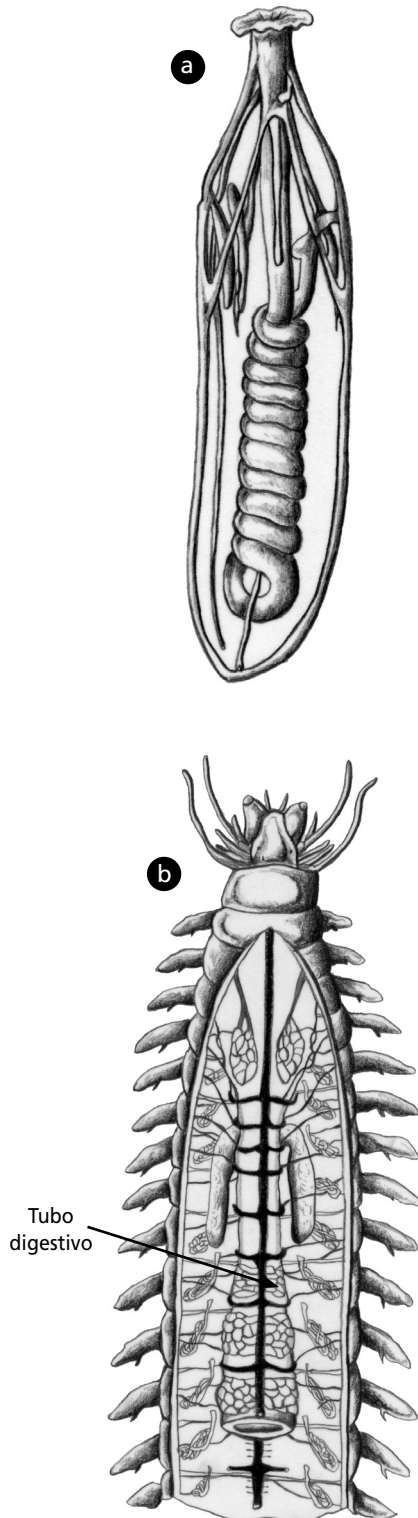


Figura 18.2: (a) Tubo digestivo de sipuncula; (b) tubo digestivo de poliqueta.

Com o aumento do tamanho do corpo, o animal pode lidar com uma variedade de alimentos que requer uma digestão mais apurada. Desse modo, o alimento deve passar em diferentes regiões do tubo digestivo, onde são realizadas as várias etapas do processo digestivo. Para que isto ocorra, é necessário que o tubo digestivo tenha musculatura própria, responsável pelos **MOVIMENTOS PERISTÁLTICOS**.

Aumento do tamanho do corpo sem um incremento proporcional do volume de células

O problema geométrico, apresentado na Aula 15 (Arquitetura animal – Parte I), em que a superfície corpórea aumenta proporcionalmente menos do que o **VOLUME CORPÓREO**, tem grande influência no metabolismo animal. Como o celoma é uma cavidade, o aumento do volume do corpo não é proporcional ao aumento da demanda metabólica das células, como no caso de um animal acelomado. Neste, o mesoderma celular preenche os espaços internos do corpo.



O animal celomado “cresce sem aumentar muito o volume celular corpóreo”. É uma espécie de “falso crescimento”. O limite de tamanho, comparando-se animais de forma e metabolismo semelhantes, é maior para um celomado do que para um acelomado.

MOVIMENTOS PERISTÁLTICOS

Movimento caracterizado por ondas de contração ao longo do tubo digestivo que tendem a empurrar o alimento por dentro deste. É comum se observar em animais domésticos após as refeições na forma de movimentos na barriga.

VOLUME CORPÓREO

O aumento da superfície (= área) é proporcional ao quadrado do aumento da dimensão linear (= comprimento) em um animal esférico. O aumento do volume é proporcional ao cubo da dimensão linear. A superfície cresce, portanto, ao quadrado enquanto o volume cresce ao cubo. Para maiores detalhes ver exemplo na aula de arquitetura animal.

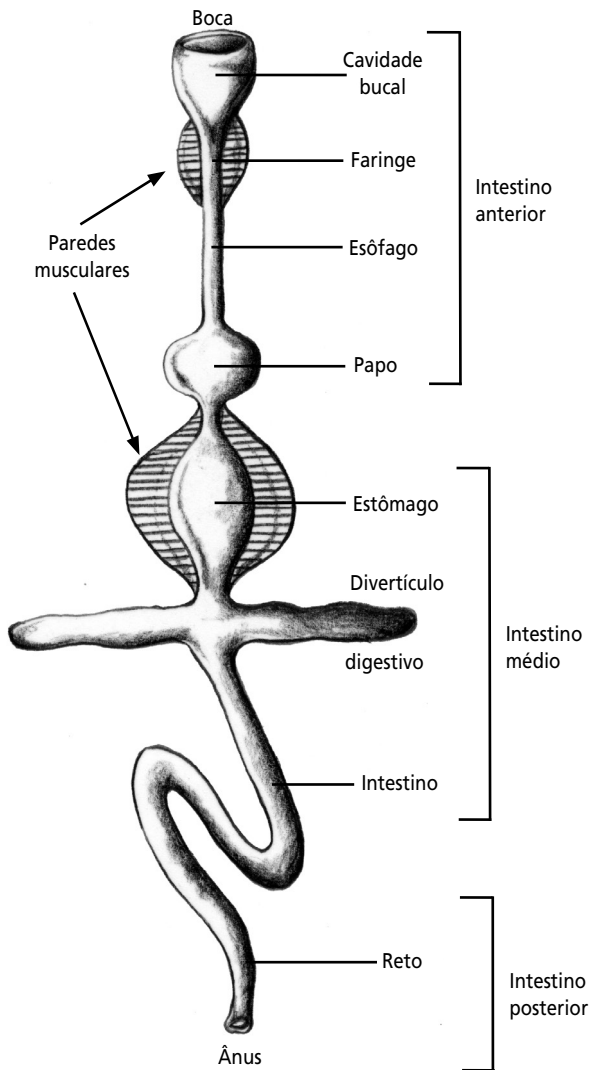


Figura 18.3: Tubo digestivo de um metazoário.

Espaço para transporte de alimentos, gases e resíduos metabólicos

Como o celoma é preenchido por um líquido, denominado **líquido celomático**, este pode funcionar como um sistema circulatório. A absorção de oxigênio ocorre, normalmente, pela superfície externa do corpo, nas formas animais primitivas ou mais simples, e a absorção de alimentos dá-se pelo tubo digestivo (**Figura 18.3**). Pela ação da musculatura e através da deformação do corpo, o líquido celomático se movimenta, podendo acelerar o transporte e a distribuição de oxigênio e de nutrientes para todas as células. Esta é outra limitação para o aumento do corpo em animais acelomados, pois a difusão célula a célula é muito lenta. Todos eles requerem um suprimento de alimento e, principalmente, de oxigênio para manter seu metabolismo.

Resíduos metabólicos são muitas vezes tóxicos, e sua eliminação, primeiro do meio intracelular e, posteriormente, do próprio corpo do animal, pode também ser acelerada através de um meio líquido como o líquido celomático.

Esqueleto hidrostático

O líquido celomático é composto basicamente de água com íons dissolvidos, um líquido muito semelhante à água do mar (o que fornece mais indícios quanto à origem marinha dos metazoários e da própria vida). A água, por ser praticamente incompressível (isto é, ao ser comprimida praticamente não reduz o seu volume), pode funcionar como uma alavanca, propiciando o antagonismo à ação muscular.

Por exemplo, quando você flexiona seu antebraço, os músculos da região anterior do braço estão sendo contraídos, puxando os ossos do antebraço para próximo do braço. Para estender o mesmo antebraço, os músculos da região posterior do braço se contraem, agindo de forma antagônica aos da região anterior que se relaxam. O mesmo processo descrito acima leva

a deformações no corpo de um animal com um celoma muito espaçoso, como uma minhoca. Neste caso, o corpo da minhoca se afina quando sua **musculatura circular** se contrai, e o líquido celomático, que é incompressível, empurra o corpo da minhoca, esticando-a (**Figura 18.4**). Quando na mesma minhoca o corpo se infla (“engorda”), houve a contração da **musculatura longitudinal**, musculatura antagônica à circular. O líquido celomático empurra a parede do corpo que se distende se a musculatura circular estiver relaxada (**Figura 18.4**). A contração alternada e o antagonismo muscular agindo sobre um esqueleto líquido, o esqueleto hidrostático, permitem que animais de grande porte possam se sustentar. A coordenação destas mesmas musculaturas agindo de forma antagônica através do esqueleto hidrostático pode levar à locomoção, como será visto no próximo módulo.

VANTAGENS ADAPTATIVAS DA METAMERIA

A metameria parece estar associada ao crescimento animal. Algumas possíveis vantagens de um corpo composto por uma repetição de partes semelhantes são:

- Crescimento embrionário e morfogênese.
- Controle neural da locomoção.
- Locomoção.

Crescimento embrionário e morfogênese

A **morfogênese** ou o surgimento das estruturas do corpo de um organismo ao longo da ontogenia é controlada pelo material genético do animal. A partir de uma única célula, o ovo, existe um mecanismo de controle para a produção das várias partes do embrião. Para que o animal atinja dimensões maiores do que a larva, seria necessário uma quantidade maior de material genético responsável pelas informações que coordenariam a produção dos tecidos e órgãos do adulto. Entretanto, em um animal metamerizado, cada metâmero é praticamente uma cópia dos demais, assim a informação para a produção de cada metâmero é muito semelhante, não requerendo uma quantidade muito maior de material genético.

Para melhor compreender este mecanismo de morfogênese, podemos nos valer de uma analogia com uma fábrica de trens. Nessa fábrica, existe uma seção cuja equipe é responsável pela produção da locomotiva e uma outra seção, responsável pela produção dos vagões. Ambas as seções contam com seu próprio manual de instruções para produzir seus componentes.

Embora o número de vagões seja muito maior do que o de locomotivas, não é necessária a criação de uma seção para cada vagão. O manual de instruções é o mesmo, só é necessário repetir os procedimentos em sequência. É claro que nem todos os vagões são exatamente iguais, assim a seção de vagões precisa apenas fazer pequenas alterações na produção de cada um, pois as instruções básicas são praticamente as mesmas. Da mesma forma, em um animal metamerizado primitivo, onde os metâmeros são muito semelhantes, basta repetir a mesma “receita genética” para a produção de um número muito grande de segmentos, os quais, como vimos nos protostômios, são acrescentados à região posterior da larva durante o desenvolvimento.

Controle neural da locomoção

A locomoção de um animal alongado, como é o caso dos animais metamerizados mais notáveis, normalmente ocorre através de ondas de contração muscular que correm ao longo do corpo. A coordenação para esse tipo de locomoção depende de “ordens” neurais que partem de um centro nervoso, o **cérebro** ou **gânglio cerebral**.

Coordenar o corpo grande e longo de um animal metamerizado não requer necessariamente um centro nervoso muito mais complexo do que aquele de um animal não metamerizado de menor tamanho. A “ordem” para que o corpo se locomova pode ser efetuada através de movimentos **METACRÔNICOS**, isto é, ondas de contração correm ao longo do corpo com uma certa defasagem de tempo. Esse tipo de locomoção é facilitado em animais metamerizados, onde o gânglio nervoso de cada segmento do corpo recebe uma única “ordem” do gânglio cerebral com uma defasagem de tempo. Portanto, cada segmento se encontra em uma fase diferente do movimento.

Na locomoção **SINCÔNICA**, onde todos os segmentos estariam na mesma fase do movimento (todos juntos), cada metâmero deve iniciar o movimento ao mesmo tempo, o que requer uma coordenação muito complexa. Por exemplo, um grupo de crianças em fila entra em uma sala de aula quando recebe uma ordem da professora. Enquanto os primeiros alunos começam a andar, os últimos da fila estão parados. Cada criança espera a criança da frente andar para começar o mesmo movimento, um típico caso de “locomoção metacrônica” de uma fila de escola.

Em contrapartida, tente fazer uma fila sincrônica em uma escola para um desfile de 7 de setembro, e você verá quanta coordenação é necessária. Para um grupo de soldados marchar sincronicamente em uma parada militar é requerida uma grande coordenação.

Uma outra analogia para a **METACRONIA** e a **SINCRONIA** é a de uma “ola” em um estádio de futebol. A “ola” é uma onda de movimento, um caso típico de metacronia em que você só se levanta quando as pessoas ao seu lado já se levantaram pouco antes. Imagine a dificuldade de coordenar um movimento sincrônico em que todas as pessoas em um estádio levassem ao mesmo tempo?

Locomoção

Como visto, um celoma volumoso pode funcionar como um esqueleto hidrostático. Entretanto, em um corpo celomado não metamerizado todo o corpo fica envolvido no processo de locomoção, e a contração muscular pressiona todo o líquido celomático do animal.

Em um celoma dividido em compartimentos, como em muitos animais metamerizados, a contração muscular de apenas um ou poucos segmentos age somente sobre o líquido celomático daqueles segmentos. O animal pode apresentar uma independência de partes do corpo. A região posterior pode estar se movendo, enquanto a região anterior pode estar relaxada ou envolvida na alimentação, por exemplo. O animal pode “andar e mascar chiclete ao mesmo tempo”.

Esta possível vantagem pode ser observada quando comparamos a locomoção de uma minhoca com a de um celomado metamerizado como os **SIPUNCULÍDEOS**, cuja locomoção se restringe aos curtos períodos em que o animal escava o sedimento marinho.

SIPUNCULÍDEOS

Animais do filo Sipuncula. Formas marinhas comuns em sedimentos e dentro de conchas abandonadas. A sua aparência peculiar levou alguns naturalistas americanos a se referir a ele como *peanut-worms* = vermes-amendoim.

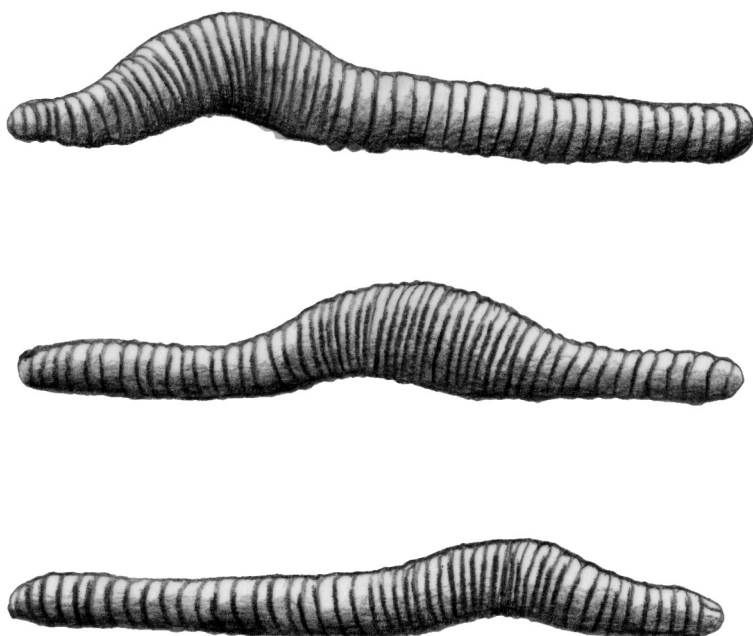


Figura 18.4: Minhoca se locomovendo.

VANTAGENS ADAPTATIVAS E EVOLUÇÃO

A proposição de vantagens adaptativas para o celoma e a metameria é baseada principalmente na observação da fauna atual e dos fósseis através do método comparativo. Evidências favoráveis ou contrárias às diferentes hipóteses são apontadas pelos cientistas considerando-se a viabilidade destas. As vantagens apontadas acima são, portanto, apenas suposições.

Na próxima aula, ainda no campo das hipóteses ou teorias, veremos como estes caracteres muito adaptativos, celoma e metameria, teriam se originado ao longo da evolução animal.

RESUMO

O registro fóssil mostra que a maior diversificação animal ocorreu no período cambriano, quando surgiram duas novidades evolutivas, o celoma e a metameria, que teriam funcionado como um gatilho para esta diversificação. Um animal celomado pode adquirir dimensões muito maiores do que aqueles desprovidos de uma cavidade. Esta cavidade proporciona também um aumento e uma liberdade de movimentação para o tubo digestivo, além de poder funcionar como um sistema circulatório. Essas duas vantagens possibilitam um metabolismo muito eficiente, permitindo um aumento na capacidade de locomoção, já que o celoma pode também funcionar como um esqueleto hidrostático, através do mecanismo de antagonismo muscular.

A metameria teria sido vantajosa para a morfogênese animal, permitindo um aumento do tamanho do corpo sem um incremento proporcional de material genético. O controle nervoso da locomoção também é facilitado em um animal metamerizado grande, através de uma locomoção metacrônica, onde cada segmento responde a um único sinal com uma defasagem de tempo. A metameria também permitiu o processo de locomoção por esqueletos hidrostáticos, através da independência de movimentos das diversas partes do corpo.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

Foram citadas, na aula, as vantagens adaptativas do corpo com uma cavidade interna, o celoma. Estas vantagens também seriam válidas se o corpo possuísse alguma outra cavidade, como o pseudoceloma ou a cavidade gastrovascular ?

Quase todas as vantagens do celoma são válidas para outras cavidades. No entanto, o surgimento do celoma junto com a metameria é que talvez explique a grande diversidade morfológica e adaptativa destes animais, quando comparados àqueles que apenas possuem outra cavidade.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Os processos de formação do mesoderma e do celoma serão abordados na próxima aula.

Origem evolutiva do celoma e da metameria

AULA 19

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer as principais teorias acerca da origem evolutiva do celoma e da metameria.

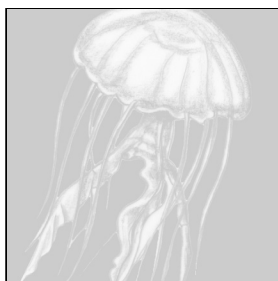
Pré-requisitos

Aula 15 – Arquitetura animal – Parte I.

Aula 16 – Arquitetura animal – Parte II.

Aula 17 – Origem do mesoderma e do celoma.

Aula 18 – Celoma, metameria e a diversidade animal.



INTRODUÇÃO

Na aula anterior, você estudou as diversas hipóteses sobre as possíveis vantagens adaptativas do celoma e da metameria. Elas procuram explicar por que, depois do surgimento de ambas as estruturas, a diversificação animal foi acelerada. A partir de agora, veremos novas hipóteses e teorias acerca do surgimento do celoma e da metameria. A partir de quais estruturas teriam surgido e quais seriam os candidatos a ancestral dos primeiros celomados e dos primeiros seres metamerizados. As teorias mais aceitas para a origem evolutiva dessas estruturas, em geral, apontam para uma origem comum, pois ambas estão associadas embrionariamente ao surgimento da mesoderma. As principais teorias são:

- Teoria Gonocélica ou do Pseudometamerismo.
- Teoria Enterocélica ou do Ciclomerismo.
- Teoria Esquizocélica ou Locomotória.

TEORIA GONOCÉLICA OU DO PSEUDOMETAMERISMO

Esta teoria supõe que o ancestral dos celomados seria um animal com um plano corpóreo acelomado, semelhante aos **PLATELMINTOS** e **NEMERTINOS** atuais. Ela se baseia na organização do corpo de alguns platelmintos, como as planárias, que apresentam gônadas em série ao longo do corpo, e de alguns nemertinos que apresentam gônadas gigantes (**Figura 19.1**).

PLATELMINTOS

Animais acelomados que constituem o filo Platyelminthes. São bilateralmente simétricos, achatados e de tubo digestivo (quando presente) desprovido de ânus. Geralmente pequenos, são encontrados em ambientes aquáticos (marinhos e água doce) e terrestres. A maioria é parasita, como as populares solitárias humanas. Entre as formas de vida livre, as planárias são as mais abundantes e conhecidas.

NEMERTINOS

Animais acelomados que constituem o filo Nemertea. São formas de vida livre, principalmente marinhas. Assemelham-se aos platelmintos externamente, mas, internamente, são mais derivados, incluindo uma probóscide independente do tubo digestivo. O maior verme do planeta é um nemertino, *Lineus longissimus*, que pode atingir até 30 metros de comprimento.

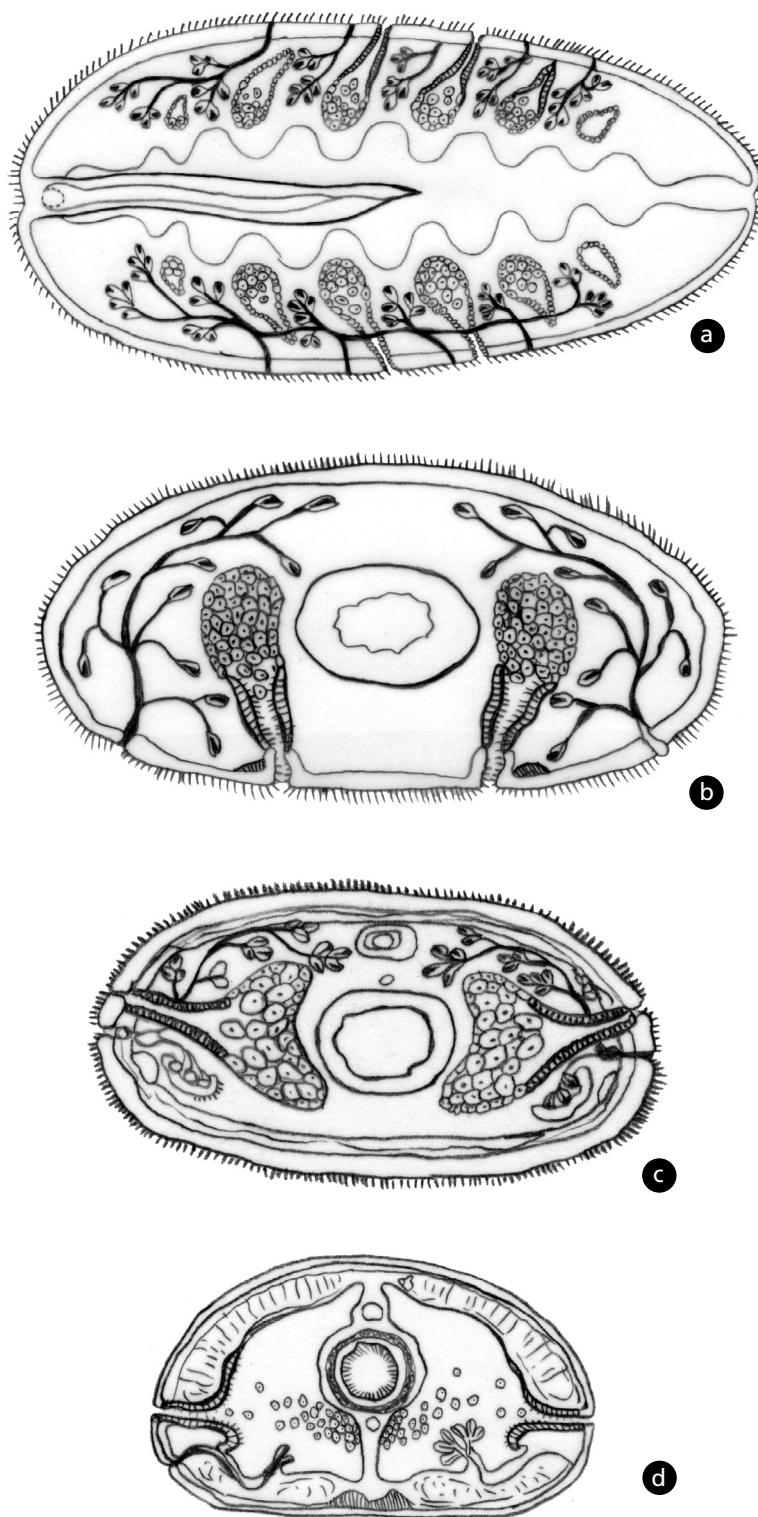


Figura 19.1:

- (a) Diagrama de nemertino com gônadas gigantes.
- (b) Mesmo nemertino (corte transversal).
- (c) Animal hipotético intermediário (corte transversal).
- (d) Anelídeo atual (corte transversal).

Os defensores desta teoria comparam a estrutura do celoma de um anelídeo com a de um nemertino. Eles acreditam que o celoma seria uma gônada gigante de um animal semelhante aos nemertinos. Este animal, após liberar os gametas na reprodução, teria crescido e se tornado parcialmente estéril. O celoma seria a cavidade interna desta gônada cuja parede é de origem mesodérmica. As principais evidências a favor desta teoria são:

- A estrutura do corpo dos atuais platelmintos, nemertinos e anelídeos, como citado anteriormente.
- O fato de que, em anelídeos mais primitivos, os gametas se originam da própria parede do celoma, não havendo uma gônada definida, a não ser que o celoma fosse a própria gônada.
- Se o ancestral apresentasse gônadas seriadas, como as atuais planárias, as gônadas gigantes formariam um celoma do tipo metamérico. Portanto, o celoma e a metameria se originariam ao mesmo tempo, como ocorre na embriogenia dos protostomados metamerizados.

Diversos autores apontam, entretanto, uma série de problemas para a aceitação desta teoria:

- Embora as gônadas estejam normalmente associadas à cavidade celomática, durante o desenvolvimento embrionário, o celoma surge antes das gônadas e não a partir delas.
- É difícil imaginar por que as gônadas de um pequeno acelomado aumentariam de tamanho ao invés de regredir, após a liberação dos gametas.
- Muitos animais morrem imediatamente após a reprodução, como por exemplo o polvo. Portanto, suas gônadas não poderiam ter originado um celoma.
- Por esta teoria, o celoma e a metameria surgem juntos, o que não explicaria o fato de existirem celomados sem quaisquer indícios de segmentação corpórea.

Esta teoria foi proposta, pela primeira vez, em 1878, mas adquiriu muitos defensores durante a década de 1970. Atualmente ela apresenta poucos defensores.

TEORIA ENTEROCÉLICA OU DO CICLOMERISMO

Esta teoria baseia-se na já citada idéia de Hackel (ver Aula 14 – Origem dos metazoários) de que a ontogenia poderia refletir as mudanças ocorridas ao longo da evolução animal, ou seja, a própria filogenia.

Os defensores desta teoria baseiam-se na observação da ontogenia dos celomados atuais, aqueles cujo celoma surge como bolsas do tubo digestivo. Sugerem, portanto, que ao longo da evolução bolsas teriam surgido do tubo digestivo de um animal diploblástico (o mesoderma só surge junto com o celoma neste caso).

Baseando-se em anêmonas cujo tubo digestivo é dividido em quatro bolsas (**Figura 19.2.a**), Rensselaer, na década de 1960, propôs que os primeiros celomados seriam semelhantes aos atuais cnidários ou celenterados.

Ele sugere que este animal sésil teria se alongado, esticando as bolsas e fazendo com que a única boca se transformasse em uma longa fenda, a qual originaria, nos seus extremos, uma boca e um ânus (**Figura 19.2.b**). Na fase seguinte, a fenda se fecharia, mantendo apenas a boca e o ânus. As bolsas do tubo digestivo se soltariam, formando três grupos de bolsas que originariam um celoma dividido em compartimentos, os metâmeros (**Figura 19.2.c**).

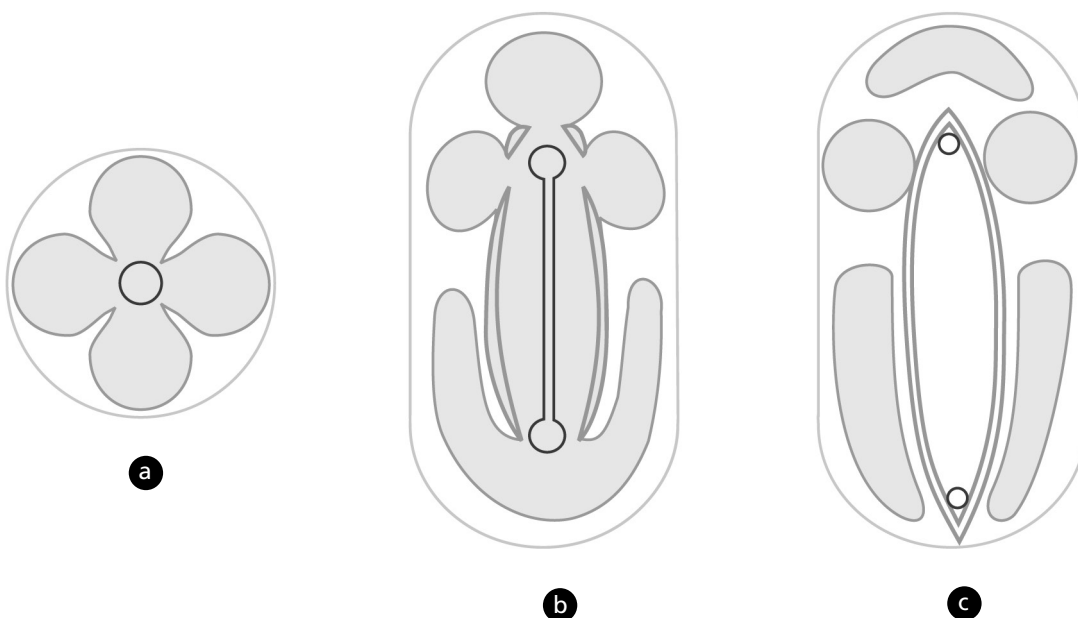


Figura 19.2: Teoria enterocélica.

As principais evidências a favor desta teoria são:

- A ontogenia dos celomados deuterostômios, na qual o celoma surge a partir de bolsas do tubo digestivo.
- A estrutura do corpo dos atuais celomados deuterostômios é dividida em três metâmeros e, portanto, compatível com a idéia do alongamento do corpo de um animal semelhante à anêmona, por exemplo.

Os principais problemas desta teoria são:

- Ela se baseia em uma relação improvável entre animais diploblásticos sésseis, que são estruturalmente muito simples, e animais muito derivados, como é o caso dos celomados metaméricos.
- O desenvolvimento embrionário dos celomados protostomados é diferente do dos deuterostômios, não fornecendo evidências ontogenéticas para a origem do celoma neste grupo.
- Para aceitar esta teoria é necessário assumir que os celomados não metaméricos são uma derivação secundária dos celomados metaméricos.
- Como esta teoria prevê um cnidário como ancestral, para aceitá-la é necessário assumir que os acelomados surgiram a partir dos celomados e não o contrário.
- É difícil imaginar a vantagem adaptativa das etapas evolutivas intermediárias, ou seja, de um animal com bolsas soltas dentro da blastocele, que não fazem mais parte de um tubo digestivo e não tem as vantagens adaptativas de um futuro celoma.

Esta teoria é muito difundida entre zoólogos europeus, principalmente alemães. Embora as evidências contrárias sejam muitas, e muito fortes, estudos recentes utilizando-se de métodos moleculares, como a comparação de seqüências de DNA, têm encontrado uma grande similaridade entre deuterostômios e cnidários. Isso, portanto, fortalece as idéias de zoólogos do século passado. Elas eram consideradas por muitos como meras curiosidades históricas, e agora estão sendo reavaliadas à luz de técnicas moleculares modernas.

MESÊNQUIMA

Tecido constituído de células mesodérmicas que preenche todo o corpo de um animal acelomado.

**ANELÍDEOS
POLIQUETAS**

Animais marinhos, da classe Polychaeta, pertencentes ao filo Annelida. São considerados como as formas mais próximas dos ancestrais dos anelídeos, possuindo muitas características primitivas em relação aos anelídeos de água doce e do ambiente terrestre, como as populares minhocas (anelídeos da classe Oligochaeta) e sanguessugas (anelídeos da classe Hirudinea). São muito abundantes e diversos no ambiente marinho, onde são conhecidos como "minhocas marinhas" ou "vermes marinhos". Algumas formas são conhecidas das praias e dos aquários como os "vermes de fogo" ou "taturanas do mar" e os "vermes árvore de natal".

TEORIA ESQUIZOCÉLICA OU LOCOMOTÓRIA

Esta teoria foi proposta por Clark, um zoólogo britânico, em 1964. Clark considerou que o celoma como um esqueleto hidrostático foi fundamental para a subsequente evolução dos animais celomados. Assim, ele propõe que o ancestral dos celomados seria um animal acelomado semelhante aos platelmintos que rastejava pelos sedimentos do fundo oceânico.

Este animal teria sofrido pressão seletiva para ocupar novos nichos, como, por exemplo, escavar e habitar o interior dos sedimentos marinhos, fato semelhante ao que ocorre com as atuais minhocas no ambiente aéreo.

Neste processo, o **MESÊNQUIMA** do ancestral acelomado teria se fendido, de forma semelhante ao que se observa na ontogenia dos protostômios. Ele formaria, então, uma cavidade, a qual seria preenchida por líquidos extracelulares. Esta nova cavidade, o celoma, permitiria uma melhora na qualidade da locomoção, utilizando-se de seu líquido como um esqueleto hidrostático. O celoma poderia, também, se dividir em compartimentos, facilitando a independência de movimentos entre as partes do corpo.

Por esta teoria, os primeiros celomados seriam os anelídeos marinhos, como os atuais **ANELÍDEOS POLIQUETAS** (Figura 19.3).

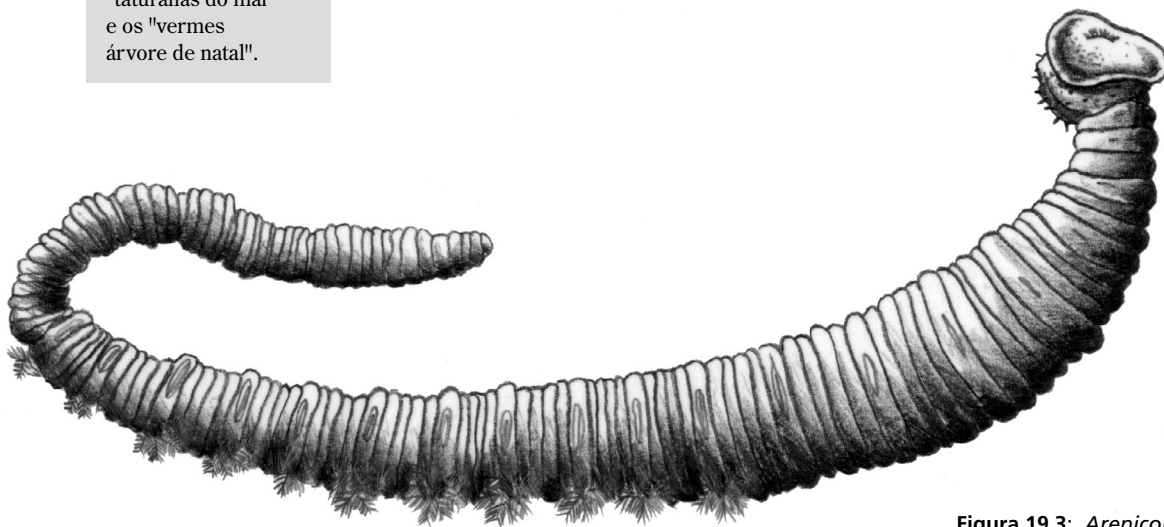


Figura 19.3: *Arenicola sp.*

As principais evidências a favor desta teoria são:

- Na ontogenia dos celomados protostômios, o surgimento do celoma, como fendas dentro da massa de mesoderma, é semelhante ao processo de abertura de uma cavidade dentro do mesênquima.
- Todas as etapas intermediárias do processo evolutivo representam passos vantajosos para a sobrevivência dos animais que as possuíam. Cavidades progressivamente maiores dentro do mesênquima seriam cada vez mais úteis para a locomoção.
- Existem platelmintos que apresentam um mesênquima frouxo, isto é, um tecido de preenchimento no qual suas células estão relativamente soltas. Ele, com seu grande volume de líquido celular, funcionaria como um celoma incipiente.
- Por esta teoria, a sequência evolutiva seria a seguinte: 1ª) dois folhetos embrionários (diploblásticos); 2ª) surgimento do terceiro folheto (triploblásticos); 3ª) surgimento do celoma (triploblásticos celomados); 4ª) surgimento da metameria (triploblásticos celomados metaméricos). Esta sequência evolutiva é mais parcimoniosa do que a da Teoria Enterocélica.
- A origem dos celomados não metamerizados também seria possível dentro desta teoria; o celoma e a metameria teriam, portanto, origens independentes.

Esta teoria foi a mais aceita para a origem do celoma durante as décadas de 1960, 1970 e 1980, no século XX. Apesar do grande número de evidências favoráveis, muitos autores consideram alguns problemas:

- A evidência ontogenética, na qual o celoma surge como fendas na mesoderma durante o processo de esquizocelia (ver Aula 17 – Origem do mesoderma), só explica a origem evolutiva do celoma nos protostômios e não nos deuterostômios, onde a ontogenia é diferente.
- Não se pode afirmar que os primeiros anelídeos, os candidatos a primeiros celomados, fossem formas cavadoras. É possível que o hábito cavador seja apenas uma convergência adaptativa.

O CELOMA E A METAMERIA SURGIRAM INDEPENDENTEMENTE?

Algumas teorias sugerem que o celoma e a metameria, apesar das evidências embrionárias, teriam se originado de forma independente na evolução. Uma das teorias mais populares foi a **Teoria da Fissão**. Ela se baseia na reprodução assexuada, que ocorre em diversos grupos animais.

Animais que não são metamerizados podem se reproduzir por fissão do corpo, ou seja, o corpo se divide em duas partes semelhantes. Por esta teoria, é sugerido que se a divisão do corpo fosse incompleta, sem separação das partes, ela poderia originar um animal com dois metâmeros. Divisões incompletas subsequentes fariam com que o animal fosse composto de várias “partes” que seriam os segmentos ou metâmeros dos animais metamerizados atuais.

Esta teoria, entretanto, não encontra base ontogenética. Como visto, os primeiros metâmeros surgem uma única vez, correspondendo aos segmentos larvais de protostômios e deuterostômios. Nos protostômios, novos metâmeros surgem a partir de uma zona de crescimento próxima ao ânus, onde os metâmeros mais jovens estariam mais próximos de sua região posterior. Se a metameria se originasse por fissões incompletas do corpo, os segmentos mais jovens estariam dispersos por todo o corpo, de forma alternada, sendo originados por todos os segmentos antigos (Figura 19.4).



Ver Aula 17 – Origem do mesoderma.

MUITAS TEORIAS, MUITOS CAMINHOS...

Diversas teorias acerca da origem do celoma e da metameria têm sido discutidas ao longo dos últimos 200 anos. Evidências favoráveis a uma ou a outra surgem com o desenvolvimento de novas técnicas de análise, a descoberta de novos fósseis ou mesmo em virtude do enriquecimento teórico na área.

Não se pode, de maneira alguma, afirmar que uma teoria é ou não válida, pode-se apenas reconhecer que uma ou outra apresenta evidências mais fortes e que as evidências contrárias são menores.

Qualquer pesquisador pode apresentar novas teorias, o papel dos demais é concordar ou discordar, encontrando evidências a favor e contra. Um pesquisador pode, por exemplo,

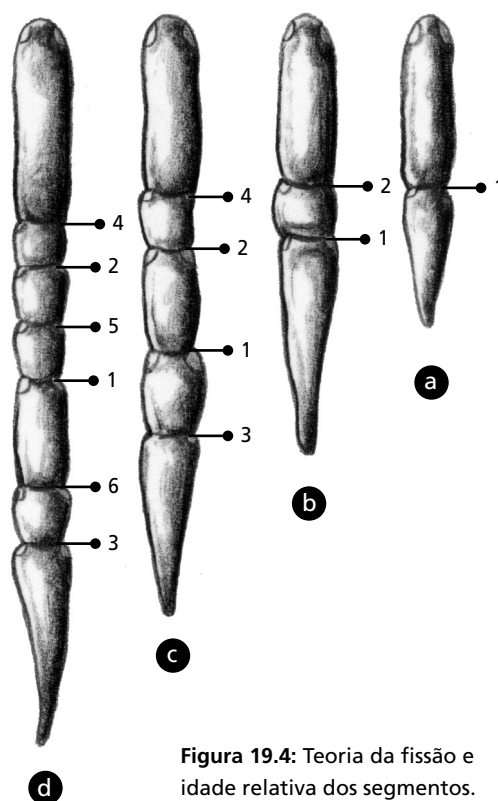


Figura 19.4: Teoria da fissão e idade relativa dos segmentos.

sugerir que o celoma tenha surgido devido à ação de um ser extraterrestre que teria sugado o mesênquima de um acelomado. Cabe à comunidade científica analisar a credibilidade desta teoria. Sua aceitação é uma questão de viabilidade das etapas intermediárias e de evidências atuais.

Um problema comum nas diferentes teorias apresentadas é que elas muitas vezes carecem de evidências ontogenéticas para explicar a origem do celoma e da metameria. Como a ontogenia difere nos dois grandes grupos de triploblásticos, os protostômios e os deuterostômios, nenhuma teoria é boa o suficiente para explicar a origem em ambos os grupos.

Uma hipótese, que não deve ser descartada, é a de que o celoma tenha surgido pelo menos duas vezes na história evolutiva dos animais. Neste caso, o celoma seria uma característica homoplástica. Diversas estruturas altamente adaptativas surgem de forma independente em vários grupos. Um exemplo clássico é o das asas. Não existe nada melhor para voar do que as asas – com a possível exceção das pás de um helicóptero, que de certa forma também são asas.

A abundância de caracteres homoplásticos ocorre porque, muitas vezes, estruturas que surgiram independentemente, umas das outras, podem convergir para desempenhar funções iguais ou semelhantes. Quando estas estruturas são constituídas dos mesmos materiais o estabelecimento de homologia torna-se difícil. Por exemplo, suponhamos que uma tribo isolada, sem qualquer contato com a civilização, seja encontrada. Uma pessoa, então, solicita a vários membros dessa tribo que construam uma estrutura para sentar acima do chão. Se forem fornecidos diversos materiais e cada um construir sua estrutura de forma independente (sem “colar”, isto é, copiar), é bem provável que alguns construam objetos semelhantes a uma cadeira. Considerando que o objeto cadeira apresenta um único tipo, as cadeiras produzidas com madeira são mais semelhantes, entre si, do que àquelas de metal. Embora todas as cadeiras tenham sido produzidas independentemente, um observador externo pode achar que as cadeiras de madeira tiveram uma origem única.

Deve-se levar em conta, ainda, que muitas das vantagens evolutivas do celoma, apresentadas na aula anterior, também seriam vantagens para qualquer outra cavidade como a blastocele dos diploblásticos ou dos triploblásticos pseudocelomados. Porém, como estes grupos não são tão diversos em formas e em espécies, como os celomados, esta cavidade é considerada como o gatilho da diversificação orgânica.

A diversificação dos celomados pode ter relação com o surgimento da metameria, outra característica muito adaptativa (como visto na aula anterior). Esta hipótese está embasada no fato de que os animais celomados e não metamerizados são muito pouco diversos, tanto em forma como em número de espécies.

RESUMO

Diversas teorias têm sido propostas sobre a origem evolutiva do celoma e da metameria. A maioria delas propõe uma origem comum a ambas as estruturas, baseadas principalmente na ontogenia. A Teoria Gonocélica ou do Pseudometamerismo sugere que o celoma tenha se originado a partir de gônadas hipertrofiadas de acelomados. Baseia-se, principalmente, na ocorrência de platelmintos e nemertinos com gônadas seriadas e na estrutura dos anelídeos (celomados), cujos gametas se formam na parede do celoma.

A Teoria Enterocélica ou do Ciclomerismo baseia-se na ontogenia dos deuterostômios, onde o celoma e a metameria surgem como bolsas do tubo digestivo. Por esta teoria, os ancestrais prováveis dos celomados seriam animais diploblásticos semelhantes aos cnidários atuais.

A Teoria Esquizocélica ou Locomotória propõe que o celoma teria se originado a partir de fendas no mesênquima de um animal acelomado, baseando-se principalmente na ontogenia dos protostômios celomados. Por esta teoria, o ancestral provável dos celomados seria um acelomado semelhante aos platelmintos e o primeiro celomado, um anelídeo marinho cavador. Esta teoria baseia-se, principalmente, nas vantagens adaptativas do celoma para a escavação no sedimento.

A hipótese de que o celoma e a metameria, nos protostomados e nos deuterostomados, sejam caracteres homoplásticos, tendo se originado independentemente pelo menos duas vezes, não pode ser descartada.

As diversas teorias propostas estão sendo constantemente discutidas à luz de novas evidências e argumentos.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

Discuta o papel da embriogenia nas principais teorias evolutivas sobre origem do celoma e da metameria.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

No próxima aula, serão apresentados os principais grupos animais, quantos folhetos embrionários apresentam (diploblásticos ou triploblásticos) e no caso dos triploblásticos a condição de cada um deles (acelomada, celomada ou pseudocelomada).

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer os principais grupos animais e seus planos corpóreos

Pré-requisitos

Aula 14 – Origem dos metazoários

Aula 15 – Arquitetura animal (Parte I)

Aula 16 – Arquitetura animal (Parte II)

Aula 17 – Origem do mesoderma

Aula 18 – Celoma, metameria e a diversidade animal

INTRODUÇÃO

PLANO CORPÓREO

A expressão plano corpóreo é utilizada aqui como uma tradução livre da palavra alemã *Bauplan*, de difícil tradução em outras línguas e, portanto, pode ser encontrada na sua forma original em diversos livros. Outras possíveis traduções de *Bauplan* seriam plano básico ou estrutura básica do corpo.

Como você viu em aulas anteriores, a origem dos metazoários começa com apenas uma célula, denominada ovo ou zigoto. A partir da divisão da célula ovo e de sua posterior diferenciação nos diversos tecidos é que se originam os diferentes **PLANOS CORPÓREOS** dos animais. A variação, nestes planos, está relacionada ao número de folhetos embrionários e com a presença de cavidades do corpo. Assim, os animais com dois folhetos embrionários apresentam a condição diploblástica, enquanto os com três têm a condição triploblástica. Nos animais triploblásticos, como visto, podem ocorrer ainda quatro outras condições: a acelomada, a pseudocelomada, a esquizocelomada e a enterocelomada, com as três últimas apresentando algum tipo de cavidade corpórea.

A diversificação de cada plano deu-se de forma distinta, e alguns deles, como o dos triploblásticos esquizocelomados, apresentam uma diversidade de formas e de espécies muito grandes, enquanto outros, como os diploblásticos, são restritos a uma baixa diversidade de formas e também de espécies. Para que você conheça melhor essa diversificação, vamos apresentar de forma sucinta os principais grupos animais atuais: os poríferos; os diploblásticos; os triploblásticos. Nas próximas disciplinas de Zoologia, você verá uma descrição mais detalhada sobre a morfologia e a biologia de cada grupo.

OS PORIFERA

Muitos autores consideram que os verdadeiros metazoários seriam apenas aqueles animais que apresentam tecidos verdadeiros. Desta forma, animais formados por aglomerados de células diferenciadas seriam considerados um grupo à parte, denominado **PARAZOA**. O único representante atual desse grupo são as populares esponjas, os demais estão extintos.

As esponjas formam o filo **PORIFERA**. Com aproximadamente 9.000 espécies atuais, as esponjas são animais de hábitos aquáticos, sendo que a grande maioria é representada por formas marinhas, e quase sempre sésseis. Elas apresentam as mais diferentes formas, podendo crescer sobre rochas e corais, denominadas incrustantes, ou podem ser formas mais maciças, algumas com forma de tubos de grandes dimensões (> 5 metros).

PARAZOA

Para = paralelo + *zoo* = animal.

PORIFERA

Do latim *porus* = orifício e *ferre* = portador. Refere-se ao corpo cheio de poros.

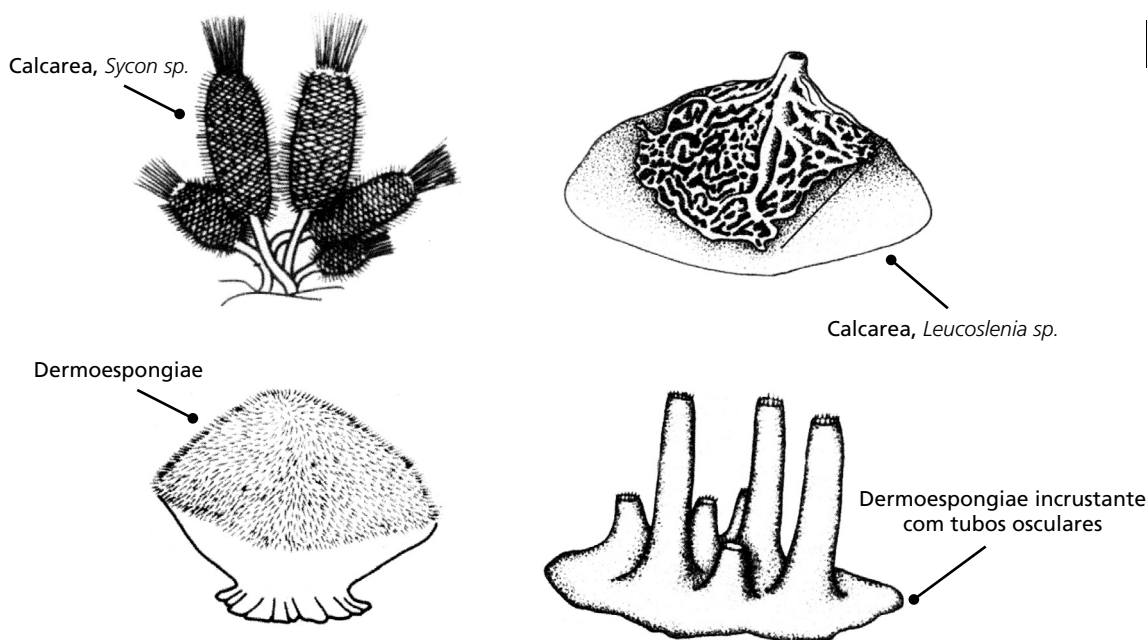


Figura 20.1: Diversidade de formas de Porifera.

As esponjas providas de esqueleto de espongina foram utilizadas, por muitos anos, como esponjas-de-banho com grande valor comercial até o aparecimento das esponjas sintéticas. Entretanto, boa parte das esponjas tem esqueletos com espículas e não podem ser utilizadas para banho, devendo ser manipuladas com cautela, pois podem causar ulcerações ou mesmo alergias.

OS DIPLOBLÁSTICOS

Os metazoários diploblásticos apresentam os dois primeiros folhetos embrionários: o ectoderma, externo; e o endoderma, interno. Localizada entre eles há uma camada gelatinosa denominada **mesoglêia**. A mesoglêia, em certos casos, contém algumas células e, embora possa ser considerada como precursora de um futuro mesoderma, não é considerada um folheto embrionário. Atualmente, são conhecidos dois grupos de diploblásticos: os cnidários e os ctenóforos. No passado, eles foram reunidos no grupo denominado **CELEENTERATA**, por possuírem um tubo digestivo em forma de saco oco com uma única abertura. Eles também foram denominados **RADIATA** em referência à sua simetria radial. As relações filogenéticas entre os diploblásticos e os demais animais ainda são bastante discutidas.

CELEENTERATA

Do grego *koilos*
= oco + *enteron* =
intestino.

RADIATA

Do latim *radiatu* =
que tem raios.

Cnidaria

CNIDARIA

Do grego *knide* = urtiga.

GASTROCELE

Do grego *gastro* = estômago + *coele* = cavidade.

O filo **CNIDARIA** é representado por formas móveis, tais como as águas-vivas ou medusas, as caravelas e as anêmonas-do-mar; e sésseis, como os corais. São conhecidas cerca de 9.000 espécies de cnidários, todas aquáticas, sendo a grande maioria marinhas. Os cnidários se caracterizam por um tubo digestivo, denominado **CASTROCELE**, com uma única abertura, que funciona como boca e ânus, e por apresentarem células urticantes muito especializadas, os **nematocistos** ou **cnidoblastos**. Estas células urticantes são utilizadas tanto para defesa como para o ataque, no caso dos animais predadores.

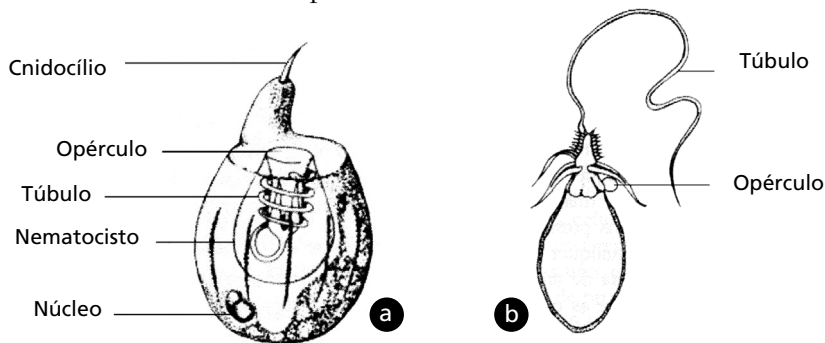


Figura 20.2: (a) Nematocistos em repouso e (b) descarregado com seu filamento urticante.

A popular caravela, as águas-vivas e as vespas-do-mar são conhecidas pelas queimaduras que provocam, devido à descarga de seus nematocistos, com alguns acidentes fatais conhecidos. Entretanto, a maioria dos cnidários é inofensiva e alguns, como os corais, têm uma importância ecológica muito grande. Seus esqueletos calcáreos formam os famosos recifes-de-coral em oceanos rasos de águas quentes, ambientes responsáveis por uma das maiores diversidades faunísticas e florísticas de todos os oceanos.

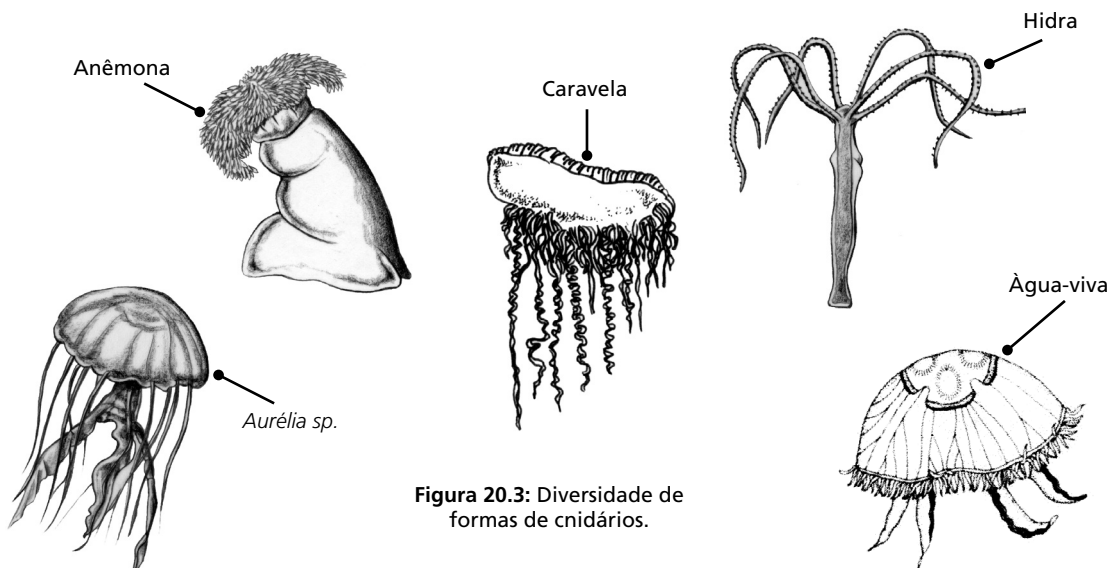


Figura 20.3: Diversidade de formas de cnidários.

Ctenophora

Com cerca de 100 espécies atuais, os ctenóforos são formas marinhas planctônicas de aparência gelatinosa, como a maioria das medusas (cnidários). Contudo, não possuem qualquer tipo de célula urticante. A aparência gelatinosa deles se deve à presença de uma mesogléia muito espessa com algumas células imersas.

Os **CTENÓFOROS** são muitas vezes confundidos com medusas ou águas-vivas, mas são geralmente formas ovais, muitas vezes encontradas jogadas na praia assemelhando-se em tamanho e em forma a carambolas.

CTENOPHORA

Do grego *cteno*
= pente + *foros*
= portador, em
referência às grandes
bandas de cílios
locomotórios que se
assemelham
a pentes.

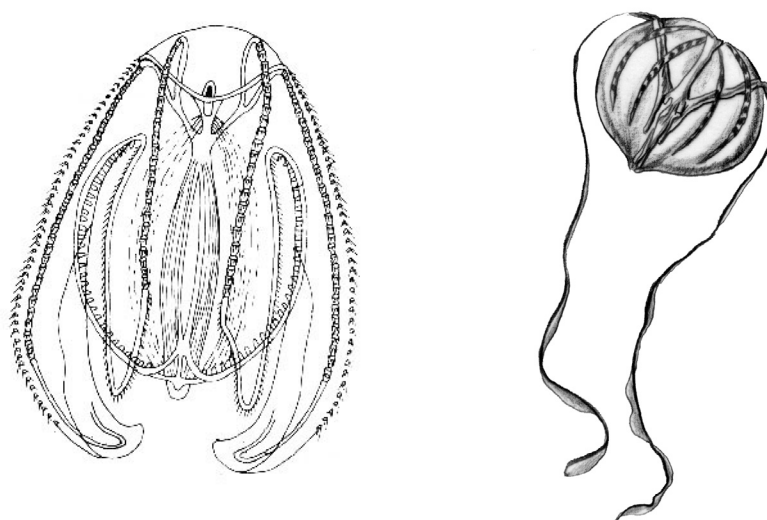


Figura 20.4: Diversidade de ctenóforos.

TRIPLOBLÁSTICOS

Nos triploblásticos, como visto no módulo anterior, surge um novo folheto embrionário, o mesoderma, localizado entre o ectoderma e o endoderma. Como visto na Aula 16, durante o desenvolvimento embrionário de alguns triploblásticos, o blastóporo origina a boca e o ânus, sendo denominados protostômios ou protostomados. Em outros triploblásticos, o blastóporo origina somente o ânus, sendo denominados deuterostômios ou deuterostomados. Três condições protostomadas ocorrem no reino animal: a acelomada, a pseudocelomada e a esquizocelomada; e ocorre apenas uma deuterostomada: a enterocelomada.

Acelomados

Nos acelomados, o mesoderma preenche totalmente o espaço entre o ectoderma e o endoderma, muito embora em alguns casos este tecido de preenchimento possa ser frouxo, ou seja, suas células não estão totalmente conectadas umas às outras, com uma grande quantidade de líquidos extracelulares.

PLATYHELMINTES

Do grego *plathys* = chato + *helminthes* = verme, em referência à forma geralmente achatada do corpo.

Os **PLATYHELMINTES**, com cerca de 20.000 espécies atuais, são os acelomados mais conhecidos, vivendo em ambientes marinhos e de água doce, além de muitas formas parasitas. Podendo atingir dezenas de centímetros, mas com uma espessura de apenas alguns milímetros, as formas de vida livre são as que melhor traduzem a denominação “vermes chatos”. Entre elas, destacam-se as populares planárias e, entre as formas parasitas, destacam-se o esquistossomo (causador da esquistossomose e de grande impacto para a saúde pública) e as populares solitárias.

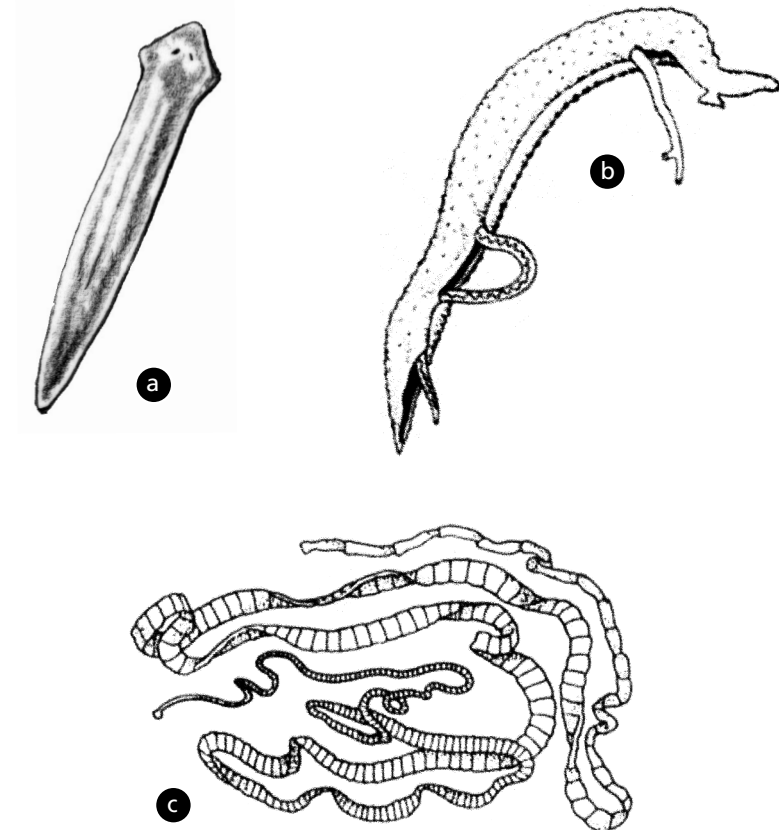


Figura 20.5: (a) planária, (b) esquistossomo e (c) solitária.

Pseudocelomados

Os **PSEUDOCELOMADOS** apresentam um trato digestivo completo, com boca e ânus. Como o fluxo de alimento agora se dá em um único sentido, pode ocorrer uma especialização regional da parede do tubo e, portanto, nem todas as partes do tubo digestivo estão envolvidas em todo o processo digestivo. A região anterior, por exemplo, pode ser responsável pela captura do alimento; uma outra pela maceração (digestão mecânica); outra, mais a seguir, pela secreção de enzimas digestivas (digestão química); outra pela absorção do alimento e assim por diante. Embora existam diversos grupos de pseudocelomados, veremos agora apenas os mais conhecidos.

Nematoda

Os **NEMATODA** são pequenos (milimétricos) e de corpo cilíndrico, com a cutícula translúcida. São conhecidas cerca de 12.000 espécies de vida livre ou parasitas. Entretanto, este número é muito aproximado, pois pouco se conhece sobre as espécies de vida livre, que habitam todos os tipos de ambientes marinhos, de água doce ou mesmo aéreos.

Alguns parasitas são comuns em humanos, causando uma série de doenças. O mais conhecido é a **LOMBRIGA** (causadora da ascaridíase) imortalizada por Monteiro Lobato através do seu personagem Jeca Tatu. Outras doenças causadas por nematódeos são o **AMARELÃO** e a **ELEFANTÍASE**, estas duas bem mais graves.

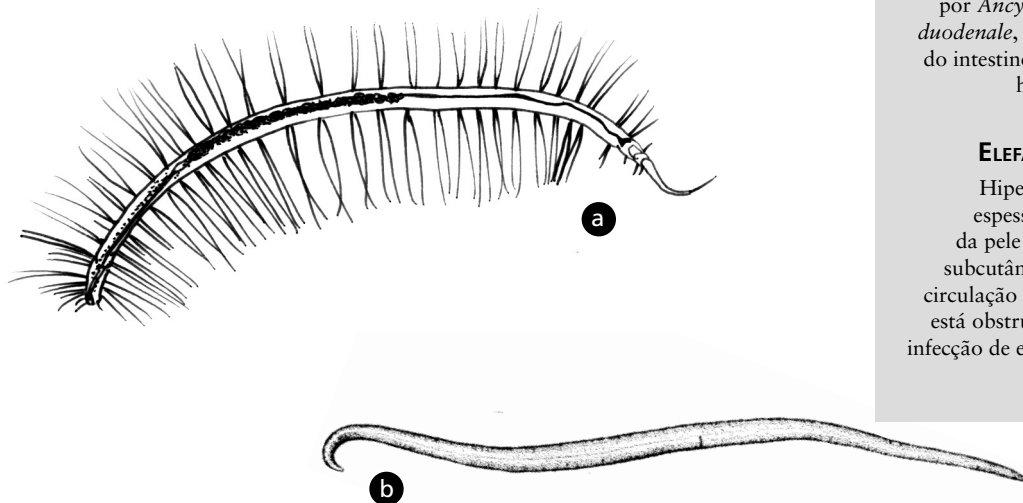


Figura 20.6: (a) nemátoda de vida livre e (b) lombriga.

PSEUDOCELOMADOS

Como visto anteriormente, o nome pseudoceloma se refere apenas à blastocel embriônica que permanece nos adultos de alguns grupos animais.

Estes grupos, cujas afinidades se restringem à presença desta cavidade, são normalmente reunidos sob o nome de pseudocelomados e, provavelmente, não formam um grupo monofilético.

NEMATODA

Do grego *nematos* = fio, em referência à forma do corpo.

LOMBRIGA humana

Ascaris lumbricoides. Outros animais como porcos ou mesmo bois possuem lombrigas de outras espécies.

AMARELÃO

Doença causada por *Ancylostoma duodenale*, parasita do intestino grosso humano.

ELEFANTÍASE

Hipertrofia e espessamento da pele e tecido subcutâneo, cuja circulação linfática está obstruída por infecção de evolução crônica.

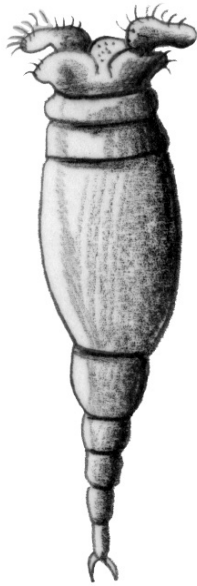


Figura 20.7: Rotíferos.

Rotífera

Os **ROTÍFEROS**, com cerca de 1.800 espécies conhecidas, são pequenos pseudocelomados de vida livre muito comuns em ambientes de água doce, principalmente ambientes temporários, como poças d'água e pequenos lagos. Quando formam-se poças após uma chuva, eles são os primeiros a colonizar o ambiente, graças à capacidade que possuem de produzir ovos de resistência, os quais ficam dormentes até que haja condições adequadas para eclodirem.

ROTÍFERA

Do latim *rota* = roda + *fero* = possuidor. O nome refere-se aos movimentos rotatórios realizados por uma coroa de cílios vibráteis, que se movem de forma extremamente coordenada, localizada na extremidade anterior do corpo do animal.

Esquizocelomados

Como visto na Aula 17, nos protostomados esquizocelomados, o celoma origina-se a partir de uma fissão interna na massa mesodérmica. A maioria deles são também animais metamerizados.

ANNELIDA

Do grego *annulatus* = anelado. Em referência à aparência externa do corpo que, devido à metameria, é formado por uma série de anéis.

Annelida

O filo **ANNELIDA** é o que melhor representa o plano básico dos celomados metaméricos. São conhecidas atualmente cerca de 15.300 espécies dos mais diferentes tamanhos (desde menos de 1 milímetro até 2 metros) e de corpo geralmente cilíndrico. Os anelídeos são muito abundantes em todos os ambientes (marinhos, dulciaquícolas e terrestres).

POLYCHAETA (POLIQUETA)

Do grego *polys* = muito + *chaeta* = cerda. Possuem muitas cerdas em cada um dos segmentos ou metâmeros.

A maioria das formas marinhas pertence aos **POLYCHAETA**, vivendo em praias, fundos arenosos, corais, flutuando na água, fixo em rochas etc. Os poliquetas são de grande mobilidade ou sésseis, sendo conhecidos como vermes-do-mar ou minhocas-marinhas, principalmente pelos pescadores que os utilizam como isca.

As formas de água doce e terrestre pertencem aos **OLIGOCHAETA** e aos **HIRUDINEA**. Os oligoquetas terrestres são as populares minhocas que têm uma importância ecológica e econômica muito grande, sendo responsáveis pelo enriquecimento do solo para a agricultura, através da produção de suas fezes denominada húmus.

Os hirudíneos são principalmente habitantes de água doce onde podem ser predadores ou sugadores de líquidos corpóreos; devido a isto, as formas sugadoras são popularmente conhecidas como sanguessugas (o nome, é claro, não precisa de tradução). As sanguessugas apresentam uma importância média muito grande, pois produzem uma proteína que é, entre outras coisas, um excelente anticoagulante e, portanto, útil para evitar a coagulação do sangue durante cirurgias.

OLIGOCHAETA (OLIGOQUETA)

Do grego *oligos* = pouco + *chaeta* = cerda. Possuem poucas cerdas em cada um dos segmentos ou metâmeros.

HIRUDINEA

Do latim *hirudu* = sanguessuga.

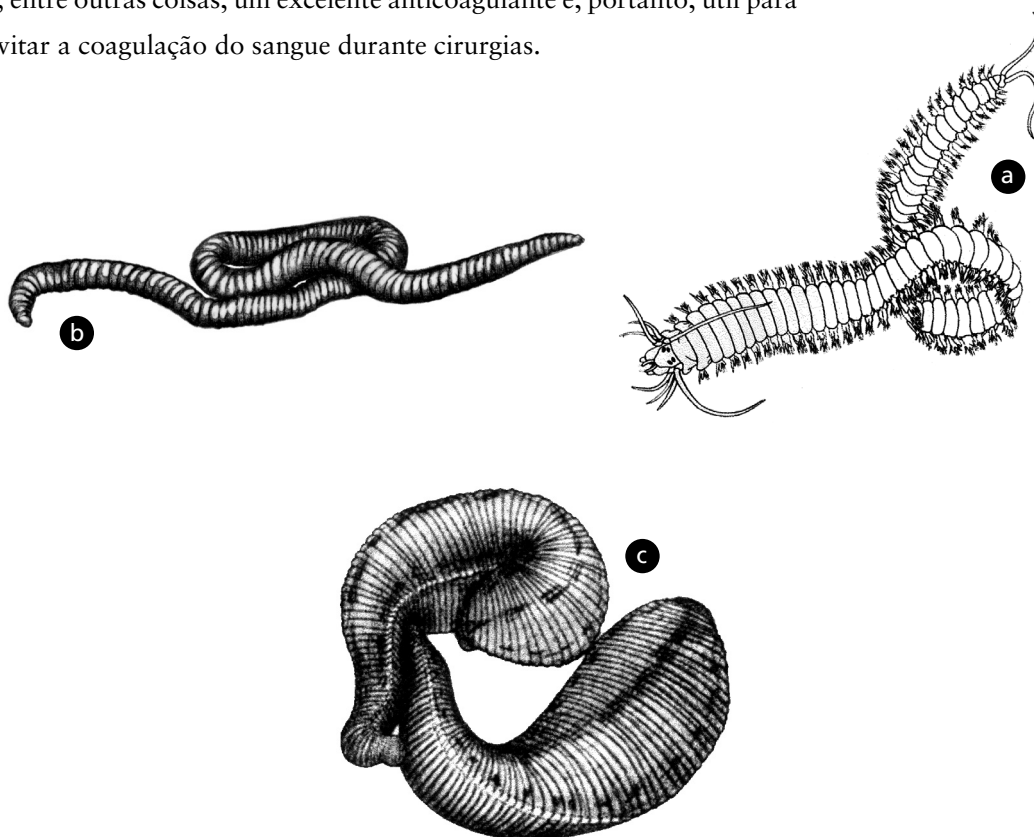


Figura 20.8: (a) poliqueta (*Nereis sp.*), (b) oligoqueta (Minhoca) e (c) hirudínea (sanguessuga).

MOLLUSCA

Do latim *mollis*, referindo-se ao corpo mole desses animais.

POLYPLACOPHORA

Do grego *polys* = muito + *placo* = placas + *phoros* = portador. Referindo-se às oito placas que cobrem dorsalmente o seu corpo.

GASTROPODA

Do grego *gastro* = estômago + *podos* = pés. Em referência ao pé muscular sair direto da massa visceral que está dentro da concha, onde fica o estômago do animal.

BIVALVIA

Do latim *bi* = dois + *valva* = concha. Os nomes bivalves e pelecypoda são utilizados como sinônimos e ambos são comuns na literatura.

CEPHALOPODA

Do grego *cephalus* = cabeça + *podos* = pés. Os pés ou braços saem diretamente da cabeça volumosa do animal.

Mollusca

Os **MOLLUSCA** vivem principalmente em ambientes marinhos ou em ambientes dulciaquícolas ou aéreos. É um grupo muito diverso, sendo conhecidas atualmente cerca de 50.000 espécies. Embora sejam incluídos entre os celomados metaméricos, as formas atuais não apresentam uma metameria muito clara nos adultos, com exceção dos **POLYPLACÓFOROS**, também conhecidos como quítons.

Os moluscos mais conhecidos são os **GASTROPODA**, os **BIVALVIA** e os **CEPHALOPODA**.

Entre os gastrópodes, os mais conhecidos são os caramujos terrestres e marinhos, o caracol e as lesmas terrestres. Dentre os bivalves, as formas mais conhecidas são marinhas, como os mexilhões, as ostras, os mariscos, a vieira, o berbigão, as unhas-de-velho e mais uma infinidade de animais cujas conchas são jogadas em nossas praias. Os cefalópodes mais conhecidos são os polvos e as lulas, cujos “pés” se apresentam na forma de uma série de braços ou tentáculos.

Os moluscos, de maneira geral, são muito utilizados na alimentação e estão entre os “frutos-do-mar” mais apreciados em todo o mundo. Até mesmo os moluscos terrestres são utilizados na alimentação, como é o caso do *escargot*, um caramujo muito apreciado pela culinária francesa.

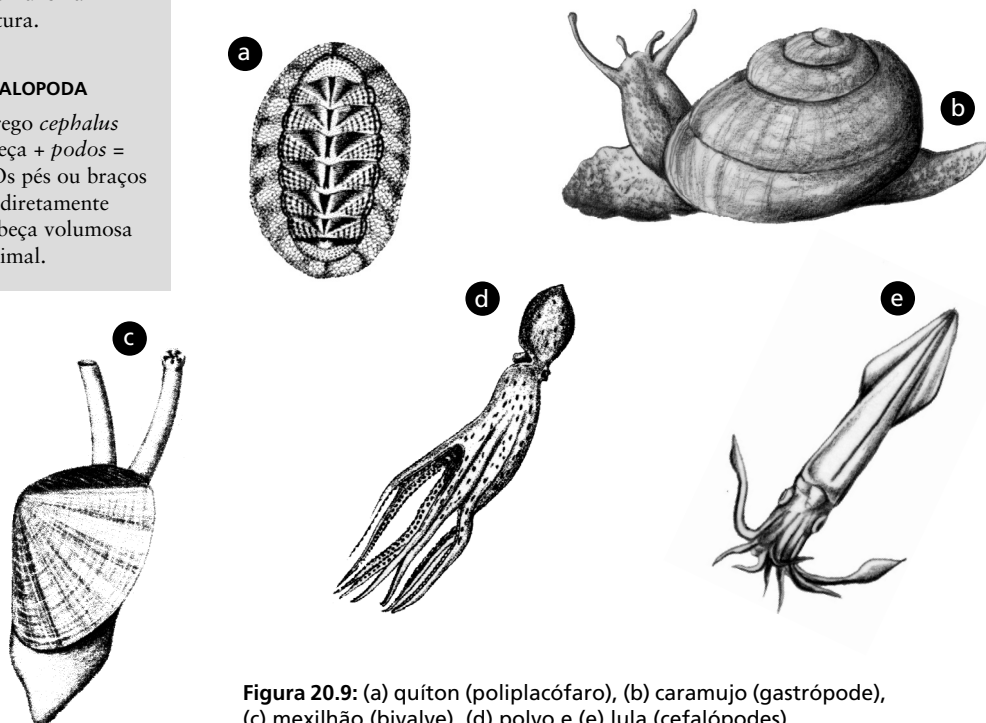


Figura 20.9: (a) quíton (poliplacóforo), (b) caramujo (gastrópode), (c) mexilhão (bivalve), (d) polvo e (e) lula (cefalópodes).

Arthropoda

Os **ARTHROPODA** são, sem qualquer margem de dúvida, os senhores da Terra, isto é, o grupo dominante em todo planeta. Com mais de 1.000.000 espécies descritas, eles correspondem a mais de 85 % de todas as espécies animais. Os artrópodes são muito abundantes e podem ser encontrados em todos os tipos de ambientes marinhos, dulciaquícolas e terrestres. Muitos são conhecidos pela sua utilidade, como abelhas (por fornecer alimento e serem polinizadoras) e bichos-da-seda (por fornecer a seda); por eles próprios servirem de alimento, como camarões, siris e tanajuras; por serem venenosos, como aranhas, escorpiões, lacraias e vespas; por serem repugnantes, como baratas e carrapatos; ou por transmitirem ou causarem doenças, como ácaros, moscas e mosquitos.

Os principais artrópodes são **ARACHNIDA**, **CRUSTACEA**, **INSECTA** e **MYRIAPODA**.

Os aracnídeos (Arachnida), com aproximadamente 60.000 espécies descritas, são principalmente terrestres. Dentre todos os aracnídeos, os mais conhecidos são ácaros, aranhas e escorpiões. Embora a maioria dos ácaros seja de vida livre, algumas espécies são parasitas, como os carrapatos; causam doenças, como sarna; ou irritação nas vias respiratórias dos humanos. As aranhas e os escorpiões são conhecidos principalmente por produzirem veneno, com alguns casos de acidentes fatais em humanos.

ARTHROPODA

Do grego *arthro* = articulação + *podos* = pés, no sentido de patas articuladas.

ARACHNIDA

Do grego *arachne* = aranha.

CRUSTACEA

Do latim *crusta* = crosta. Referindo-se à carapaça dura dos crustáceos.

INSECTA

Do latim *insectum* = inseto. Em referência ao corpo segmentado.

MYRIAPODA

Do grego *myrias* = dez mil + *podos* = pés.

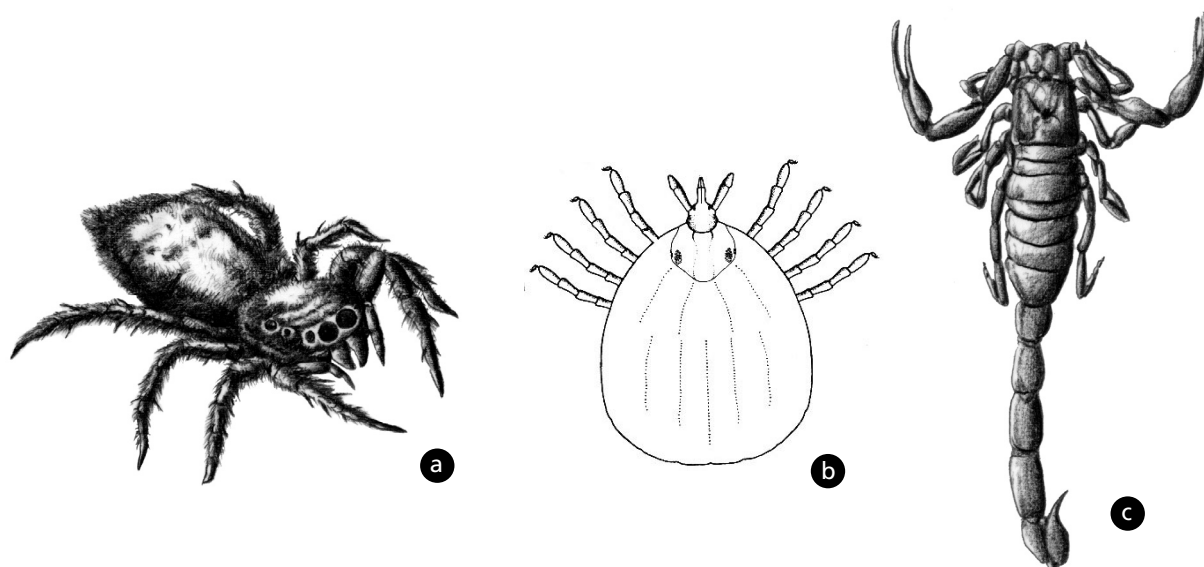


Figura 20.10: Arachnida: (a) aranha papa-mosca, (b) carrapato e (c) escorpião.

Com cerca de 35.000 espécies, os crustáceos (Crustacea) vivem principalmente em ambientes marinhos, embora muitos vivam em água doce, como muitos caranguejos, ou em ambiente aéreo, como os populares tatuzinhos-de-jardim. As espécies marinhas ou dulciaquícolas vivem tanto na coluna d'água, dominando o plâncton, como no fundo. Alguns, como as cracas, vivem aderidos a substratos duros como rochas, pilastras, cascos de barcos, baleias etc. Entretanto, os crustáceos mais conhecidos são aqueles de maior tamanho e que vivem em fundos marinhos como lagostas, camarões, siris, caranguejos e ermitões ou bernardo-eremitas (que se utilizam de conchas de moluscos para proteger seu corpo frágil, ao contrário dos demais caranguejos que apresentam uma carapaça própria bem rígida).

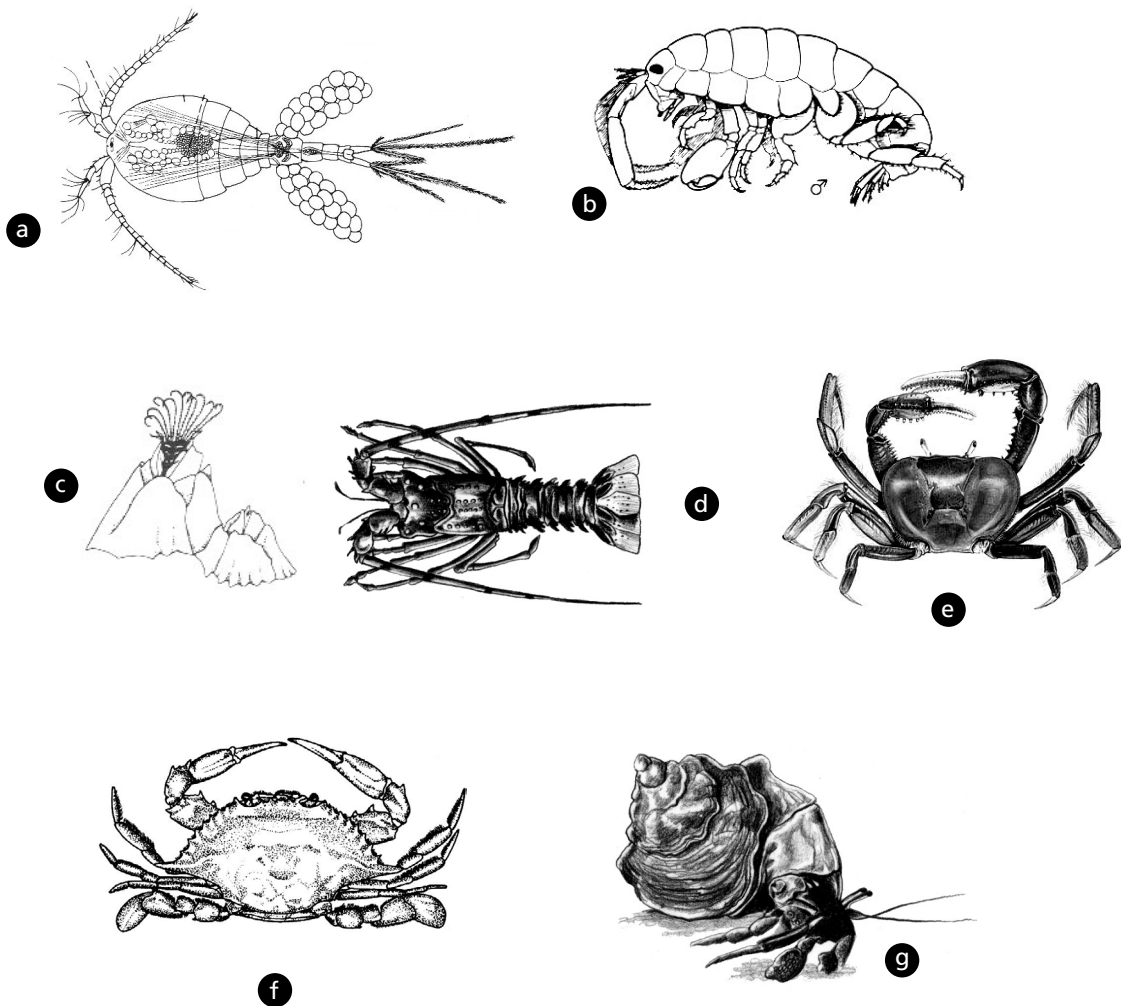


Figura 20.11: Crustacea: (a) copépode, (b) anfípode, (c) craca, (d) lagosta, (e) caranguejo, (f) siri e (g) ermitão.

Como você já sabe, os insetos (Insecta) representam o maior grupo animal, com mais de 950.000 espécies descritas, e ocuparam os mais diversos tipos de ambientes continentais, incluindo água doce. Poucas espécies ocorrem ainda em águas salobras ou na lâmina superficial em alto mar. Embora, algumas vezes, sejam considerados animais repugnantes, vários insetos são admiráveis por sua beleza ou colorido, como borboletas, besouros, esperanças etc. Alguns insetos desenvolveram vida social com divisão de tarefas, cuidado com a prole etc. Muitos insetos apresentam alguns tipos de importância econômica ou médica, como por exemplo, tem tornado-se uma fonte de renda a produção comercial de mel e o veneno produzido pelas abelhas é utilizado no tratamento de reumatismo. Alguns insetos apresentam importância econômica por constituírem pragas agrícolas, devastando plantações ou atacando grãos armazenados, tais como besouros, gafanhotos, percevejos, cigarrinhas, formigas etc. Baratas de esgoto e moscas domésticas são consideradas pragas urbanas e vários mosquitos e moscas são transmissores de doenças.

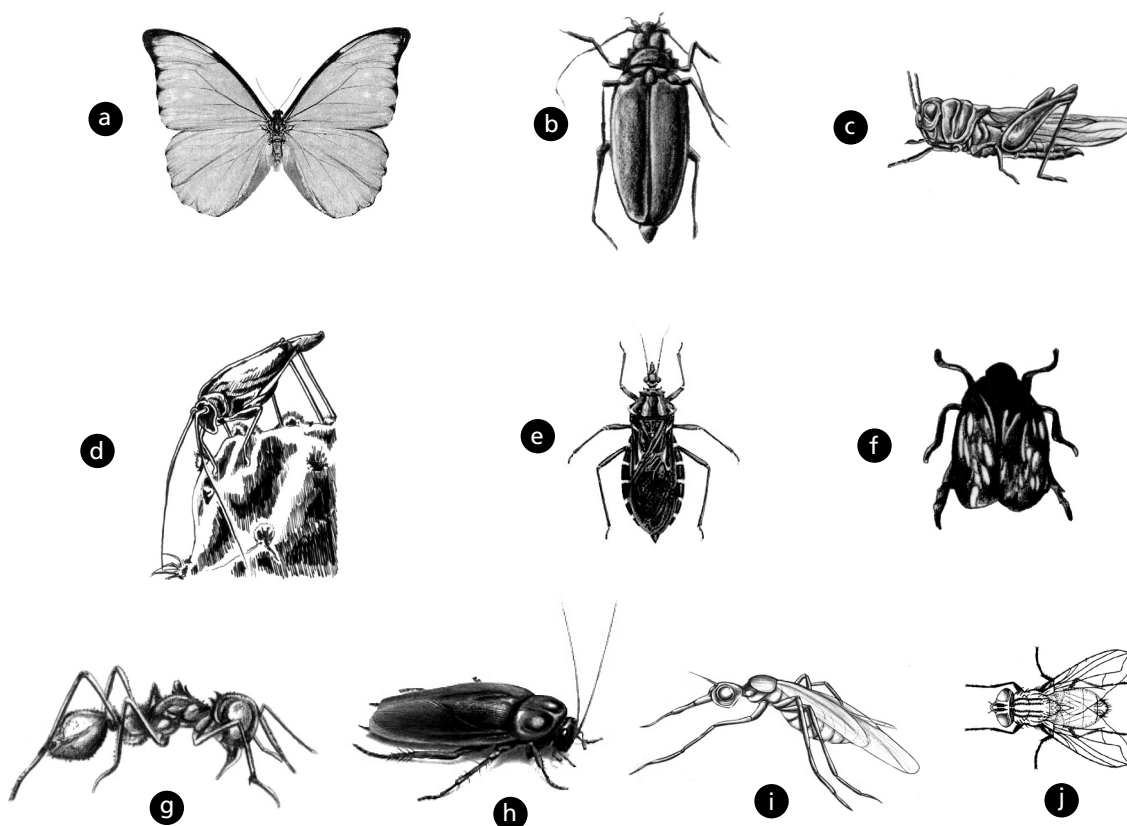


Figura 20.12: Insecta: (a) borboleta, (b) besouro, (c) gafanhoto, (d) esperança, (e) percevejo, (f) cigarrinha, (g) formiga, (h) barata, (i) mosquito e (j) mosca.

Os miriápodes (Myriapoda), com cerca de 13.200 espécies, são um pequeno grupo que vive, geralmente, associado ao solo ou ao folhoso em ambientes úmidos. Os mais conhecidos são as lacraias ou centípedes e os gongolos ou milípedes. Alguns acidentes podem ocorrer com lacraias, que produzem veneno e são capazes de inoculá-lo, ou mais raramente com gongolos, que secretam substâncias tóxicas.

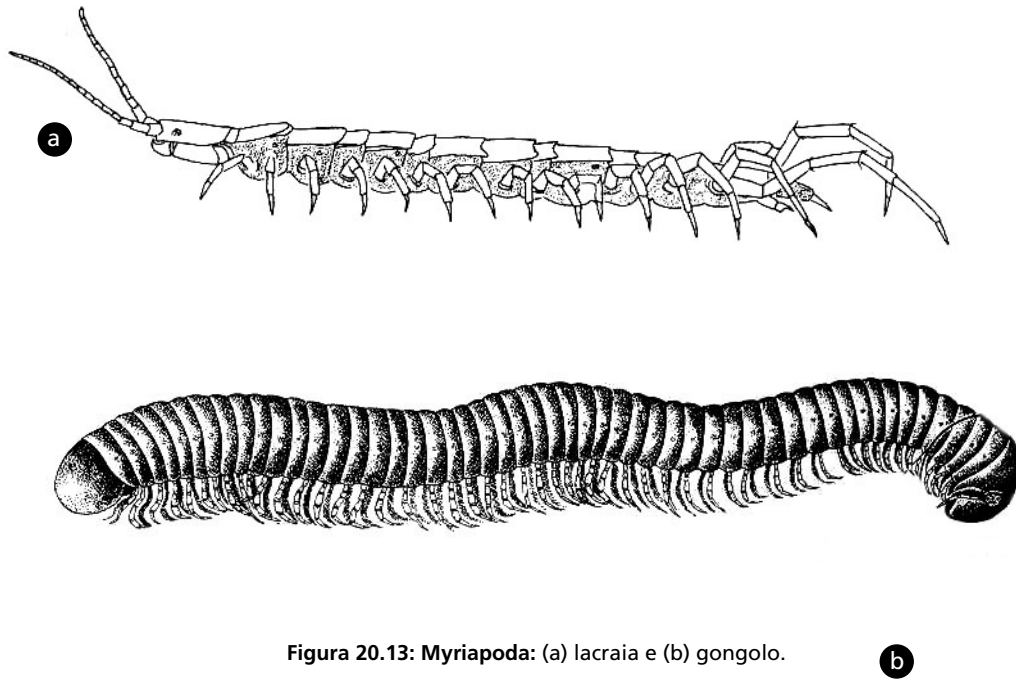


Figura 20.13: Myriapoda: (a) lacraia e (b) gongolo.

Enterocelomados

Como visto no módulo anterior, os celomados que durante a embriologia tiveram o blastóporo originando o ânus são denominados deuterostômios. Neles, o celoma se origina de forma enterocélica, isto é, através de bolsas (alças) que se destacam do tubo digestivo. Nesse tipo de formação, o celoma se origina dividido em pacotes, os metâmeros ou segmentos que são geralmente em número de três e, portanto, denominados triméricos.

Echinodermata

Os **ECHNODERMATA** são um grupo peculiar de deuterostômios, pois apresentam uma simetria birradial, única entre os deuterostômios. É um grupo de animais exclusivamente marinho, com cerca de 7.000 espécies habitantes de fundos arenosos, lodosos ou rochosos. Podem ser sésseis como os lírios-do-mar ou vágeis como as populares estrelas-do-mar e ouriços. Num mergulho em águas rasas e fundo rochoso, certamente, você encontrará alguns equinodermos como estrela-do-mar, ouriço-do-mar ou mesmo pepino-do-mar. Já em fundo arenoso podemos encontrar as populares bolachas-da-praia.

ECHNODERMATA

Do grego *echino* = espinho + *derma* = pele, referindo-se ao corpo recoberto de espinhos.

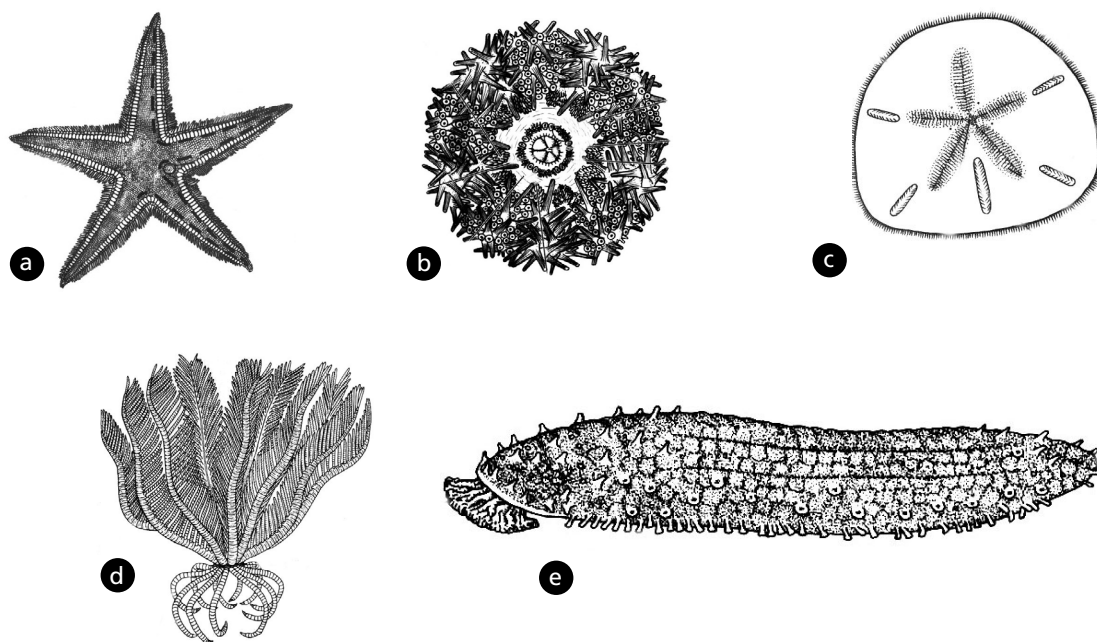


Figura 20.14: Echinodermata: (a) estrela-do-mar, (b) ouriço-do-mar, (c) bolacha-da-praia, (d) lírio-do-mar e (e) pepino-do-mar.

Chordata

Com cerca de 50.000 espécies atuais, **CHORDATA** é o grupo que compreende os vertebrados e animais pouco conhecidos como as ascídias e as salpas. Assim como os artrópodes, eles ocupam os mais variados tipos de ambientes marinhos, dulciaquícola ou aéreos. Entre os **VERTEBRATA** encontram-se animais extremamente conhecidos por nós, tais como tubarões, sardinhas, pererecas, cobras, jacarés, tucanos e macacos.

CHORDATA

Do latim *chorda* = corda, referindo-se à notocorda que eles apresentam durante, pelo menos, um estágio da vida.

VERTEBRATA

Do latim *vertebratu* = vertebrado, em referência ao corpo formado por vértebras.

PISCESDo latim *pisce*.**REPTILIA**Do latim *reptile*.**CHONDRICHTHYES**Do grego *chómdros* = cartilagem + *ichthys* = peixe, referindo-se ao esqueleto cartilaginoso.

Como você viu em aulas anteriores, atualmente, a taxonomia busca uma classificação na qual só se permita táxons estritamente monofiléticos. Desta forma, táxons tradicionalmente conhecidos, mas que representam agrupamentos polifiléticos, como **PISCES** e **REPTILIA**, começam a não ser mais considerados. A bibliografia mais moderna já começa a incorporar esse preceito.

Os peixes cartilaginosos (**CHONDRICHTHYES**), com cerca de 800 espécies, são representados por cações, tubarões, arraias, violas ou arraias-viola e quimeras. Eles são predominantemente marinhos, com algumas espécies dulciaquícolas e variam em comprimento de 25 centímetros a aproximadamente 20 metros. Os condrictes são carnívoros e dominam os níveis tróficos mais elevados das cadeias alimentares marinhas.

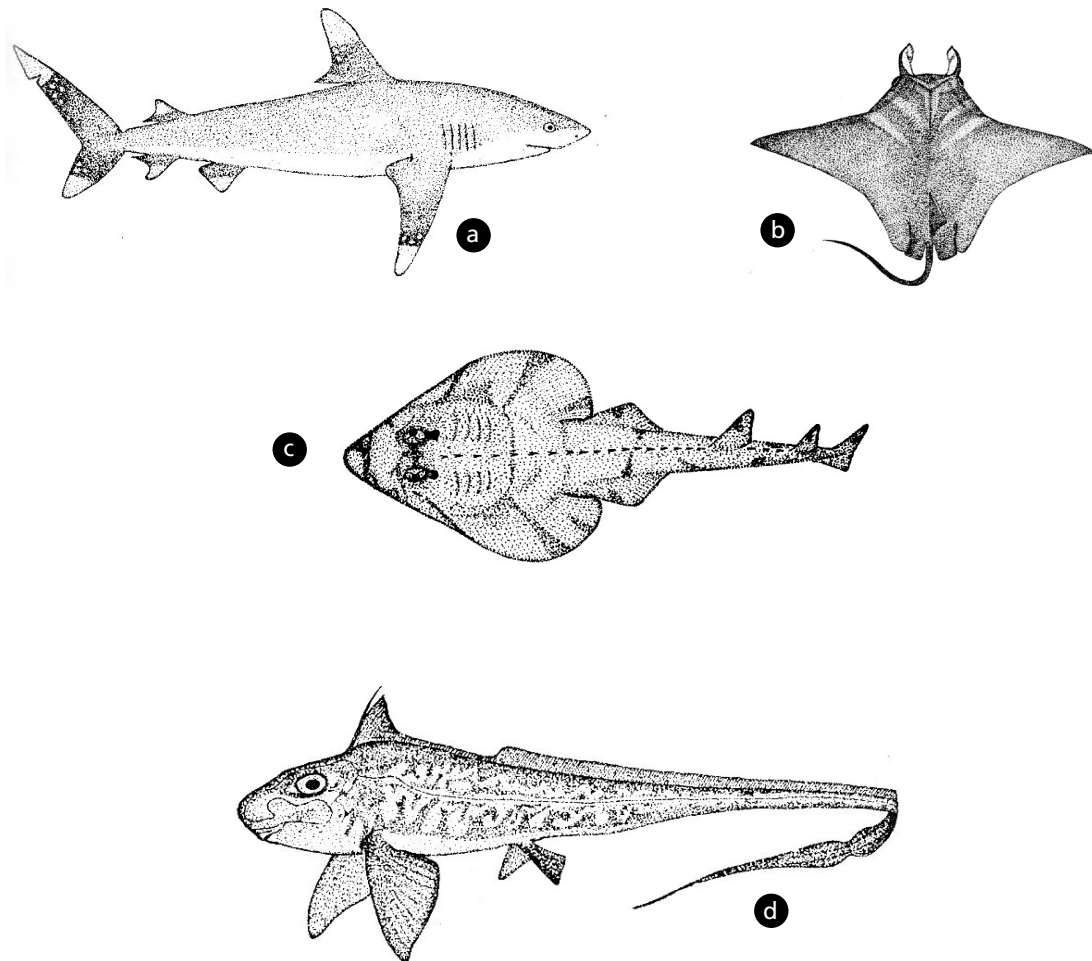
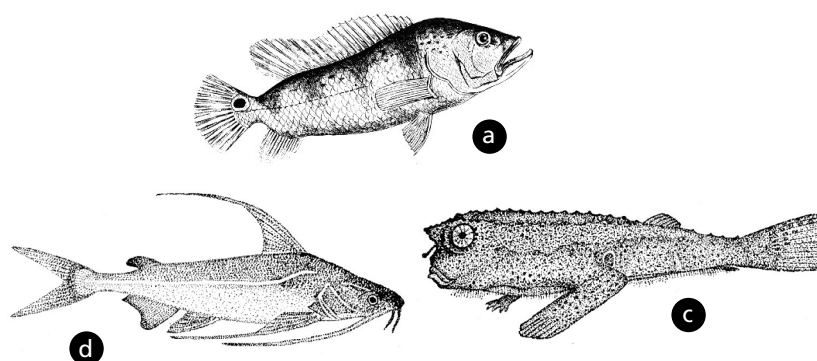


Figura 20.15: Chondrichthyes: (a) tubarão, (b) arraia, (c) viola e (d) quimera.

Os peixes ósseos de nadadeiras raiadas (**ACTINOPTERYGII**) apresentam uma grande diversidade, com aproximadamente 21.000 espécies atuais, e ocupam os mais variados tipos de ambientes aquáticos. Variando em comprimento de poucos centímetros até cerca de 6 metros, eles apresentam uma grande diversidade de formas e comportamentos, como, por exemplo, sardinha, atum, espadarte, marlim-azul, acará-bandeira, peixe-lua, baiacu, bagre, poraquê, peixe-morcego, cavalo-marinho etc.



ACTINOPTERYGII

Do grego *aktínos* = radiação + *ptérygion* = barbatana. Referindo-se às barbatanas ou nadadeiras com raios.

Figura 20.16: Actinopterygii: (a) tucunaré, (b) cavalo do mar, (c) peixe-morcego, (d) bagre.

Foram descritas cerca de 4.000 espécies atuais de sapos, pererecas, rãs, salamandras e cobras-cegas (**AMPHIBIA**). Todas elas são carnívoras e alimentam-se de quase tudo que são capazes de capturar e engolir. Os anfíbios vivem em ambientes dulciaquícolas ou aéreos, estando muitas vezes associados a ambientes úmidos. A maioria dos anfíbios vive no ambiente aquático em pelo menos uma de suas fases de vida (ovo, larva ou adulto).

AMPHIBIA

Do grego *amphíbios*, animal ou planta que vive tanto no ambiente aéreo quanto aquático.

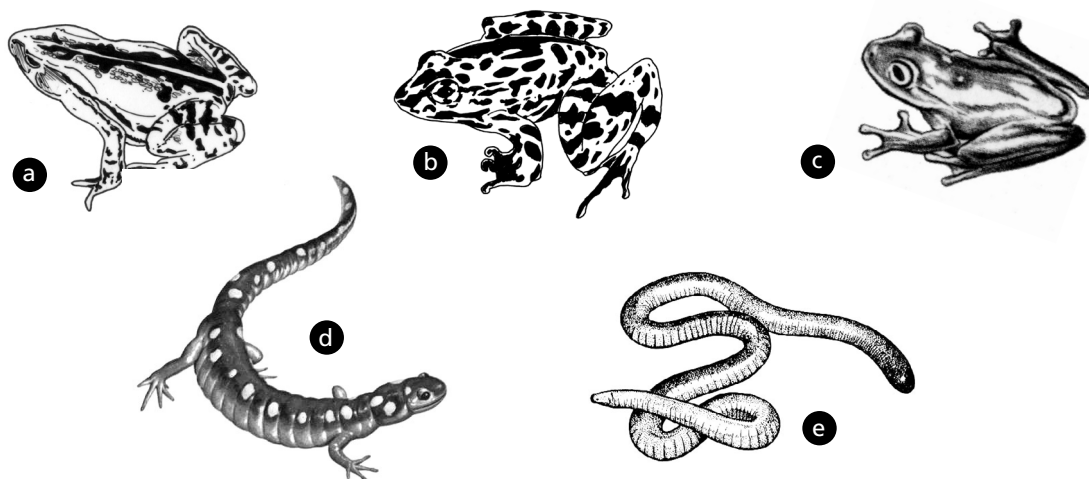


Figura 20.17: Amphibia: (a) sapo-boi, (b) rã, (c) perereca, (d) salamandra e (e) cobra-cega.

LEPIDOSAURIA

Do grego *lepídos* = escama + *saúros* = lagarto.

TETRAPODA

Do grego *tetrápodos* = que tem quatro pés, quadrúpede. Grupo taxonômico que abrange os vertebrados com quatro membros, dos anfíbios aos mamíferos e aves.

Cerca de 5.800 espécies de cobras, cobras-de-duas-cabeças, lagartos e tuataras formam o táxon **LEPIDOSAURIA**, representando o segundo maior grupo de **TETRAPODA** viventes. Variando em comprimento de poucos centímetros até cerca de 10 metros, eles apresentam dieta herbívora, carnívora ou insetívora.

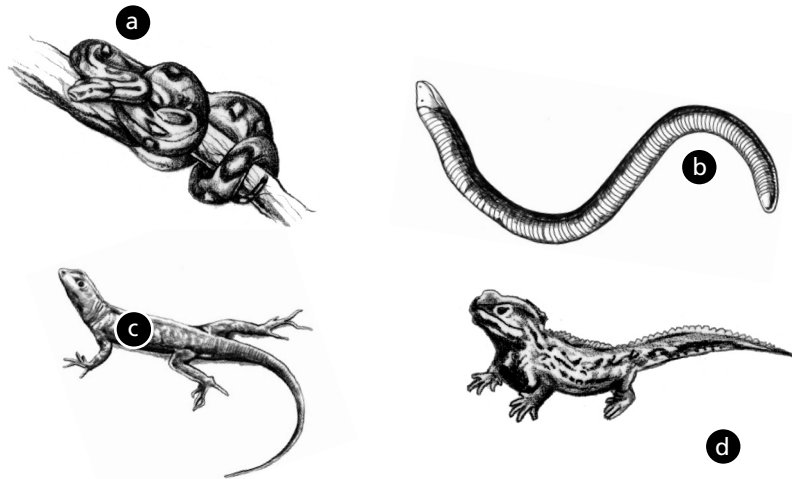


Figura 20.18: Lepidosauria: (a) jibóia, (b) anfisbena, (c) calango, (d) tuatara.

Os **CROCODILIA** que vivem atualmente são representados por cerca de 20 espécies de crocodilos e jacarés e uma de gavial. Eles são animais semi-aquáticos e predadores. Os jacarés e o gavial são animais exclusivamente de água doce, habitando rios e até corpos d'água reduzidos. Os crocodilos, além das espécies que habitam água doce, incluem o crocodilo de água salgada, que habita estuários, mangues e regiões baixas de grandes rios. Atingindo aproximadamente 7 metros de comprimento, esta espécie é a maior do grupo.

CROCODILIA

Do latim *crocodilu*.

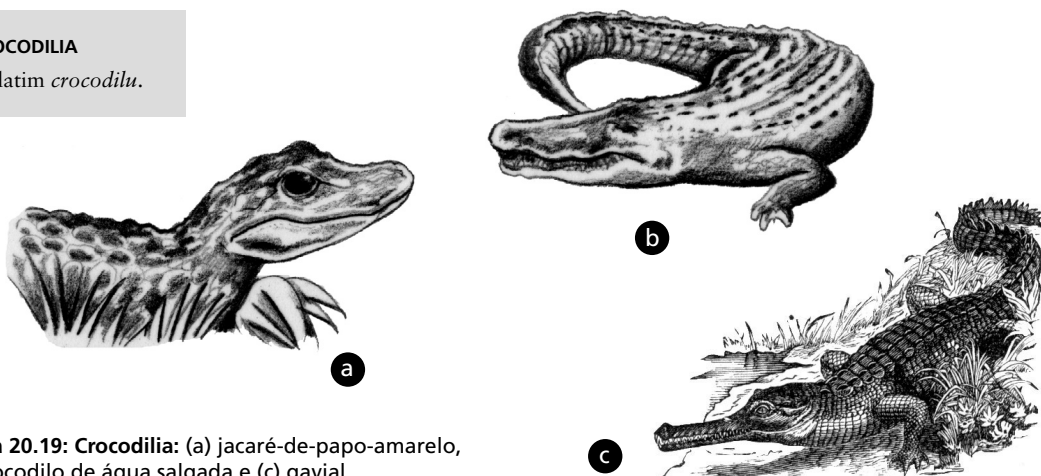


Figura 20.19: Crocodilia: (a) jacaré-de-papo-amarelo, (b) crocodilo de água salgada e (c) gavial.

AVESDo latim *ave*.

Estão descritas cerca de 9.000 espécies de **AVES** modernas. As modificações estruturais exibidas por este grupo estão relacionadas à redução de peso. Por exemplo, a maior ave voadora, com 7 m de envergadura, pesa apenas 20 kg e um avestruz, com aproximadamente 2,7 m, pesa cerca de 150 kg. Entre as aves há uma pequena variação em relação à forma geral do corpo, embora elas apresentem comportamentos e hábitos alimentares bastante diversificados, alimentando-se de peixes e invertebrados marinhos, outros tetrápodes (incluindo outras aves), insetos e outros invertebrados, pólen e néctar, frutas, grãos e sementes, folhas e matéria orgânica de origem animal em decomposição.

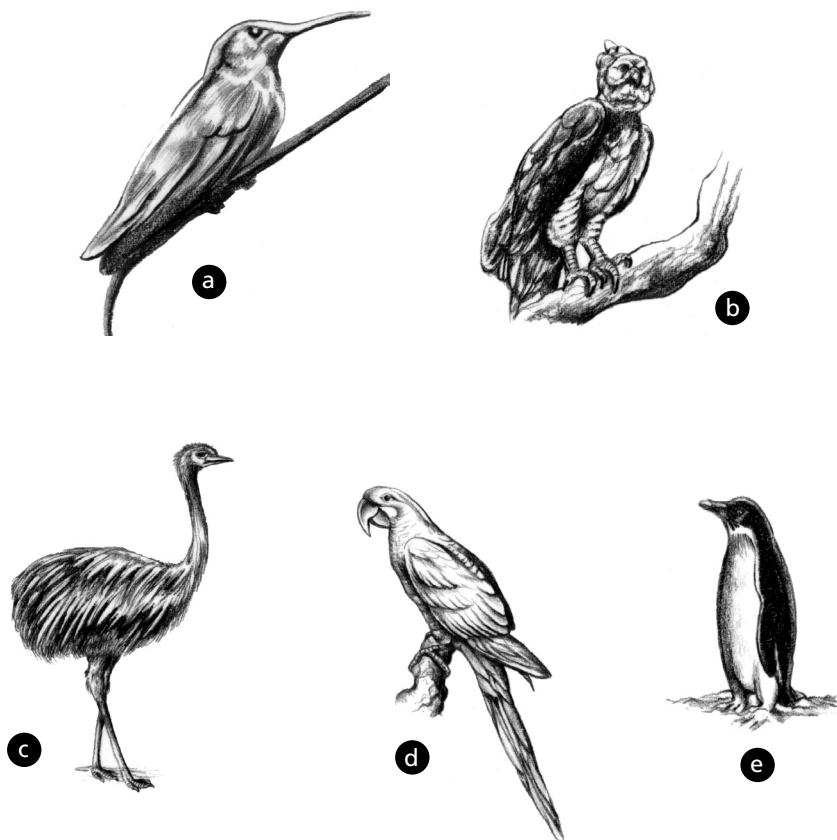


Figura 20.20: Aves: (a) beija-flor, (b) harpia, (c) ema, (d) arara, (e) pingüim.

MAMMALIA

Do latim *mamma* + *podos* = pés.
Os pés ou braços saem diretamente da cabeça volumosa do animal.

Os **MAMMALIA** apresentam pouco mais de 4.000 espécies atuais. Vivendo nos mais variados ambientes aéreos e aquáticos, eles exploram amplamente os recursos da terra. O avanço evolutivo dos mamíferos está relacionado à evolução do encéfalo, em especial ao aumento de tamanho dos hemisférios cerebrais.



Figura 20.21: Mammalia: (a) tamanduá-mirim, (b) peixe-boi, (c) morcego, (d) cavalo, (e) jaguatirica, (f) baleia-azul, (g) gambá.

RESUMO

Os animais apresentam diversas variações em sua estrutura básica as quais formam os planos corpóreos dos principais filos animais. Aqueles desprovidos de tecidos verdadeiros são representados, atualmente pelos poríferos. Os animais com dois tecidos embrionários (diplobásticos) são representados, atualmente pelos cnidários e os ctenóforos. Com o aparecimento do terceiro folheto embrionário, o mesoderma, que veio se somar ao ectoderma e ao endoderma preexistentes, surgem os triploblásticos e suas quatro condições: acelomada, pseudocelomada, esquizocelomada e enterocelomada. Entre os acelomados se destacam os platelmintos de vida livre ou parasitas. Os pseudocelomados também são representados por formas de vida livre e parasitas, algumas parasitando seres humanos.

Os esquizocelomados cujo blastóporo origina a boca são geralmente animais metaméricos. As formas metaméricas apresentam uma grande diversificação representada pelos anelídeos como as minhocas (oligoquetas), as sanguessugas (hirudíneos) e diversas formas tipicamente marinhas (poliquetas). Os moluscos, apesar de não apresentarem uma metameria em suas formas adultas, também são relacionados aos protostômios celomados, sendo comuns em ambientes marinhos, dulciaquícolas e terrestres. Destacam-se pela diversidade e pela importância ecológica e comercial de formas como os caramujos (gastropodes), os mexilhões (bivalves), as lulas e os polvos (cefalópodes).

Os enterocelomados, cujo blastóporo origina o ânus, também são metaméricos, mas seu corpo é geralmente tripartido. Destacam-se os equinodermos, formas todas marinhas e os cordados, providos de um bastão flexível a notocorda, como acontece nos urocordados, onde esta é muito restrita. Dentre os cordados, se destacam pela diversidade e pela conquista do ambiente aéreo os vertebrados, onde a notocorda foi substituída pela coluna vertebral. Os vertebrados foram durante muito tempo classificados por grupos polifiléticos como os peixes e os répteis. Atualmente, a classificação mais correta, baseada apenas em grupos monofiléticos, inclui nos vertebrados os Chondrichthyes, representados pelos tubarões e raias, e os Actinopterygii que incluem os peixes de esqueleto ósseo. Os demais grupos conquistaram o ambiente aéreo como os anfíbios, os Lepidosauria (antigos répteis, sem Crocodilia), os crocodilos e os bem conhecidos aves e mamíferos (Quadro 20.1).

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula apresentaremos as principais formas de sustentação e locomoção adotadas pelos animais.

Quadro 20.1: Agrupamentos taxonômicos apresentados nesta aula.

Diploblástico			Porifera		
			Cnidaria		
			Ctenophora		
			Platyhelminthes		
Triploblástico	Protostomado	Acelomado	Nematoda		
		Pseudocelomado	Rotifera		
		Esquizocelomado	Annelida		Hirudinea
					Oligochaeta
					Polychaeta
			Arthropoda	Arachnida	
	Crustacea				
	Insecta				
	Myriapoda				
		Mollusca		Bivalvia	
				Cephalopoda	
				Gastropoda	
	Deuterostomado	Enterocelomado	Chordata	Actinopterygii	
				Amphibia	
				Aves	
			Chondrichthyes		
			Crocodylia		
			Lepidosauria		
			Mammalia		
			Reptilia		
			Echinodermata		

Suporte, locomoção e flutuabilidade

AULA 21

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Compreender as principais estratégias utilizadas pelos metazoários para se manter e se movimentar em um meio menos denso.

Pré-requisitos

Aula 14 – Origem dos metazoários.

Aula 15 – Arquitetura animal (Parte I).

Aula 16 – Arquitetura animal (Parte II).

INTRODUÇÃO

Com o surgimento da multicelularidade em alguns grupos, ocorreu a tendência de aumento no tamanho corpóreo. Para que houvesse este aumento, a constelação de células que formam o corpo de um metazoário teria de se manter de forma ordenada em um meio que é menos denso que estas células, o meio aquático e, posteriormente, o meio aéreo. **A capacidade de manter a forma em um meio pouco denso é o que se denomina capacidade de sustentação. A partir desta capacidade de sustentação, pequenas alterações da forma levaram à habilidade de o animal se mover em relação ao meio, o que denominamos forma genérica de locomoção.** As formas de sustentação e locomoção variam muito entre os diferentes grupos animais, entretanto, todas se baseiam em alguns princípios básicos relacionados às características físicas do meio, como a densidade e a viscosidade, e dos animais, como a dimensão e a velocidade. As características físicas e as principais estratégias apresentadas pelos animais para se sustentarem e se locomoverem no meio ambiente serão apresentadas a seguir.

ESQUELETOS

A manutenção da forma do animal em um meio menos denso se dá através de estruturas denominadas esqueletos. As estruturas que primariamente têm a função de manter o corpo suspenso podem, eventualmente, alterar sua forma. Se isto ocorrer de uma maneira coordenada, pode levar o animal a se deslocar. Tal deslocamento, denominado locomoção, surgiu de forma independente (portanto homoplástica) em uma grande gama de grupos animais. Locomover-se passou a ser vantajoso, já que o animal pode com isso procurar recursos, como, por exemplo, alimentos em uma área maior. Por outro lado, uma presa em potencial pode se utilizar da mesma locomoção para evitar virar a refeição de um predador ágil. Isto explica, de certa forma, como a locomoção se tornou uma característica tão marcante dos animais, em contraposição aos vegetais com sua quase total imobilidade.

Os esqueletos podem ser classificados, a grosso modo, em:

- Esqueletos moles.
- Esqueletos rígidos internos.
- Esqueletos rígidos externos.

Esqueletos moles

O termo “esqueletos moles” pode parecer estranho, pois estamos acostumados com o nosso esqueleto feito de ossos extremamente rígidos. Entretanto, animais que apresentam corpos moles podem utilizar-se do fato de a água ser praticamente incompressível para se manter eretos ou mesmo alterar a sua forma. Esta propriedade dos líquidos externos foi discutida na Aula 20, quando citamos as vantagens adaptativas do celoma.

Esqueletos moles ocorrem, por exemplo, nas minhocas e nas anêmonas-do-mar.

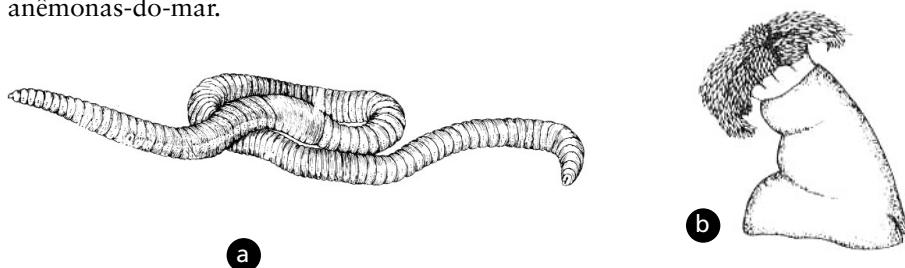


Figura 21.1: (a) minhoca e (b) anêmona-do-mar.

Esqueletos rígidos internos

São os esqueletos mais familiares para nós, humanos; é o caso de nosso esqueleto, assim como o dos demais vertebrados. Alguns animais não vertebrados como as holotúrias (pepino-do-mar), as lulas e as esponjas também os apresentam na forma de pequenas espículas internas.

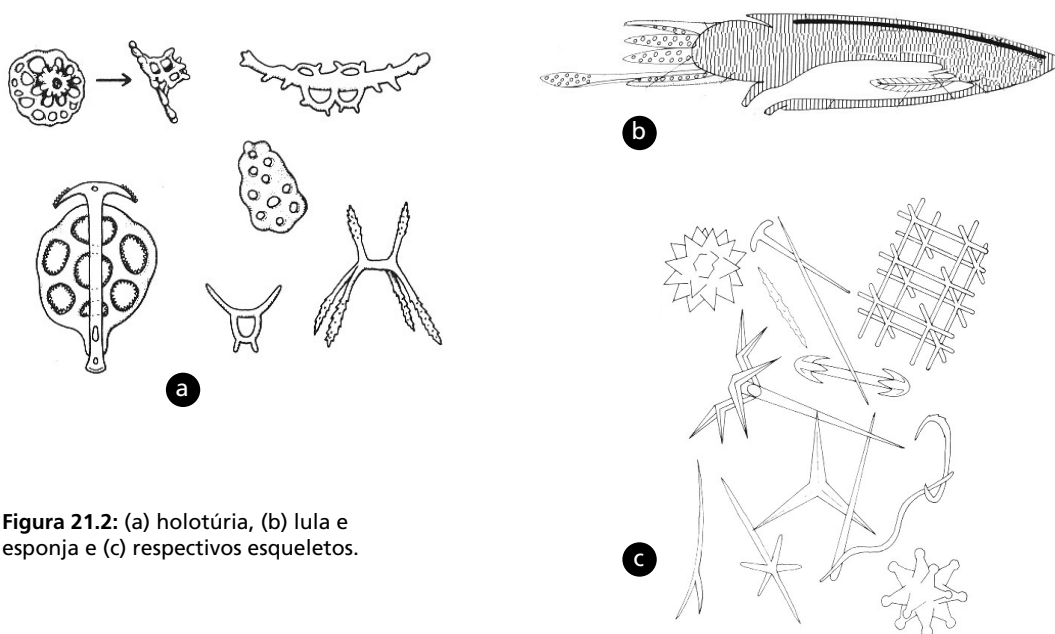
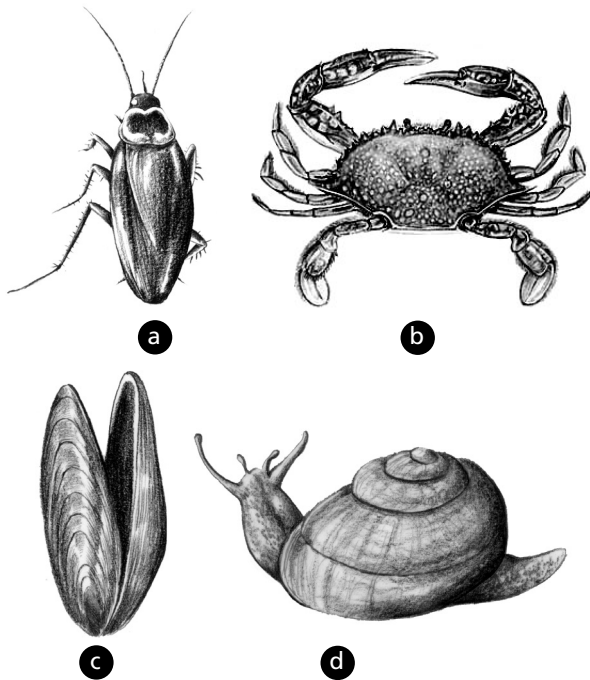


Figura 21.2: (a) holotúria, (b) lula e esponja e (c) respectivos esqueletos.



Esqueletos rígidos externos

São os esqueletos que envolvem o corpo, funcionando não apenas na sustentação e na locomoção, mas também na proteção do corpo. São formados pelo endurecimento da parede externa do corpo. Embora comuns em diversos grupos, são mais conhecidos como o esqueleto típico dos artrópodes (lembre-se disto ao pisar em uma barata ou tentar saborear um siri ou caranguejo) e moluscos como mexilhões e caramujos, nestes casos denominados conchas.

Figura 21.3: (a) barata, (b) siri, (c) mexilhão e (d) caramujo.

ESQUELETOS E LOCOMOÇÃO

A maioria dos esqueletos citados tem a dupla função de sustentação e de locomoção. De acordo com a mobilidade do animal em relação ao meio ambiente, podemos classificar a locomoção em três tipos:

- Locomoção passiva.
- Locomoção ativa.
- Sessilidade.

PLÂNCTON

Organismos aquáticos que vivem em suspensão na água e que embora possam se locomover ativamente, sua capacidade de locomoção não é suficiente para se contrapor aos movimentos da água.

Locomoção passiva

A locomoção passiva é aquela que ocorre quando o meio se move carregando o animal. A função do esqueleto, neste caso, é de sustentação, mantendo o animal suspenso no meio. É o que ocorre nos animais ditos **PLANCTÔNICOS**. Neste caso, o animal se mantém imóvel ou praticamente imóvel em relação à água, mas, como esta se move, o animal muda de posição em relação ao resto do planeta. Seu custo energético é, portanto, reduzido.

Locomoção ativa

É a forma de locomoção mais conhecida por nós, e ocorre quando o animal gasta energia para se mover através do meio ambiente.

Sessilidade

Embora os animais **sésseis** não se locomovam de fato, pois não mudam de posição em relação ao planeta, estes podem gastar energia para mover o meio aquático através deles. É a situação oposta da locomoção passiva. Neste caso, considera-se como uma forma genérica de locomoção, pois ocorrem movimentos homólogos à locomoção das formas livres do mesmo grupo. Um bom exemplo é o caso das **CRACAS**, cujas patas se movimentam para que a água se mova sobre elas trazendo alimento. Estas patas, assim como seus movimentos, são homólogas às patas dos camarões, por exemplo, que também são crustáceos.

CRACAS

Crustáceos sésseis da Ordem Cirripédia. É o único grupo de crustáceos que apresenta hábito sésstil, embora descenda de ancestrais que tinham o hábito natante.

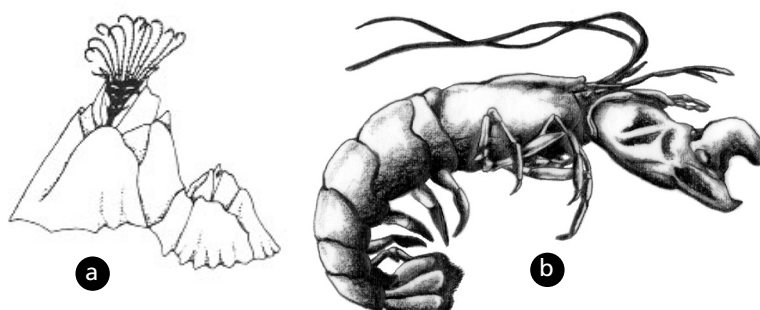


Figura 21.4: (a) craca (com apêndices para fora) e (b) camarão.

VISCOSIDADE E LOCOMOÇÃO

Embora muitos livros didáticos considerem a água como um líquido viscoso, o conceito de **VISCOSIDADE** de um fluido depende da dimensão do objeto que por ele passa. Por exemplo, o óleo de um motor é classificado em diferentes viscosidades, mas sempre considerando que o vão entre o pistão e o cilindro é o mesmo.

Da mesma forma, se você colocar um alfinete sobre uma tigela de mel, ele não afundará; entretanto, se você colocar um martelo, o mel não parecerá tão viscoso.

VISCOSIDADE

É uma medida da resistência de um fluido a um fluxo devido à coesão entre suas moléculas. Pode ser definida também como capacidade que um meio tem de resistir à mudança de forma.

NÚMERO DE REYNOLDS

É um número adimensional, isto é, não apresenta uma dimensão, pois os termos da equação se anulam. A unidade de u é metros/segundo, a de d é metros e a de v é metros ao quadrado/segundo, ou seja: $m \text{ s}^{-1} \times m / m^2 \text{ s}^{-1}$

COPÉPODE

Pequeno crustáceo de hábito planctônico. Possui uma carapaça pouco desenvolvida e raramente ultrapassa o tamanho de alguns milímetros.

Da mesma forma, podemos estabelecer uma relação entre a viscosidade do meio e o movimento de um animal, que no caso funciona como um objeto que se move com uma determinada velocidade. Esta relação é representada por um número denominado **NÚMERO DE REYNOLDS**, o qual é expresso pela relação:

$$u \times d / v$$

Onde: u = velocidade do objeto

d = dimensão do animal

v = viscosidade cinemática do meio

Quando o Número de Reynolds é muito baixo, predominam as forças viscosas; quando ele é alto, predominam as forças inerciais, isto é, a viscosidade é considerada pouco importante durante o movimento. Para compreendermos melhor esta relação, vamos a alguns exemplos.

Suponhamos o caso de um **COPÉPODE** que tenha uma dimensão de 1 mm (ou 0,001m) e uma velocidade de 1 mm/s (ou 0,001m/s). Considerando-se que a viscosidade da água é de 0,000001m²/s, o Número de Reynolds, no caso, seria:

$$0,001 \times 0,001 / 0,000001 = 1$$

Da mesma forma, suponhamos uma baleia cujo tamanho é da ordem de 30 m e a velocidade 50 km/h (=14 m/s); neste caso, o Número de Reynolds seria:

$$30 \times 14 / 0,000001 = 420.000.000$$

Nos dois casos, vemos quão diferentes são os Números de Reynolds. Agora, vamos observar o movimento de cada um destes animais. Pequenos crustáceos planctônicos têm o hábito de se locomover através do batimento de suas antênulas. Cada batida de antênula tem como resposta uma espécie de salto para a frente. Quando o movimento cessa, o animal pára quase que imediatamente, isto porque o meio oferece muita resistência devido à viscosidade. O animal gasta energia toda vez que se locomove.

Ao contrário, a baleia bate suas nadadeiras no início da locomoção, depois cessa seu batimento e ela continua se movimentando devido à inércia; neste caso, o meio oferece pouca resistência, a viscosidade é muito pequena. O custo energético é grande apenas para iniciar o movimento, tirar o animal do repouso; depois, a inércia dá conta do resto do movimento. A baleia não pára imediatamente de se mover quando cessa o movimento de sua nadadeira caudal.

Esta relação do Número de Reynolds com o tipo de movimento está diretamente ligada à relação área/volume. Lembre-se de que a locomoção ocorre porque o volume do corpo está gerando energia enquanto a superfície (= área) está oferecendo resistência. Com o aumento do tamanho corpóreo, diminui a relação área/volume e também diminui a área de resistência ao movimento em relação ao volume que gera o movimento.

Com isso, temos dois mundos bem distintos no meio aquático: o mundo dos animais de Números de Reynolds baixos, onde predomina uma água viscosa e o mundo dos animais de Número de Reynolds altos, onde a água é pouco viscosa e permite, portanto, que a inércia leve a uma locomoção mais longa.

Outra forma de ver o problema é quando mudamos o meio. No caso anterior, o denominador da equação do Número de Reynolds é o mesmo, já que o meio é o mesmo.

Mas, e quando o meio é diferente ?

Suponhamos o caso de um pequeno inseto, que tenha uma dimensão semelhante à do crustáceo do exemplo anterior. Será que eles se locomovem da mesma forma?

Bem, se o meio muda, o denominador da equação também. No caso do meio aéreo, a viscosidade é muito inferior à da água. Dessa forma, para mesma dimensão e velocidade, os Números de Reynolds seriam muito maiores no ambiente aéreo do que no aquático.

É por isso que muitos animais aquáticos flutuam no meio, enquanto no meio aéreo isto é muito mais raro. Você não encontra pequenos organismos flutuando no ar, com exceção de grãos de pólen ou microorganismos invisíveis a olho nu. Já no meio aquático, formas de mais de 5 mm podem flutuar facilmente no meio.



Lembre-se!

Explorar, em nossa área, refere-se a um processo que inclui a ocupação e o uso do ambiente / local.

Os animais que se utilizam do meio aéreo para se locomover, como a mosca, não param imediatamente quando cessam de bater as asas. No entanto, quanto menor o mosquito, mais rápido ele pára, e mais seu movimento parece “em pulos”, como no caso do pequeno crustáceo. Assim, a fauna que **explora** o mundo de baixos Números de Reynolds no ambiente aéreo é muito mais restrita do que aquela dos ambientes aquáticos, e isto é uma das grandes diferenças na ocupação destes dois ambientes pela fauna e pela flora.

FLUTUAÇÃO

A ocupação do meio pelas formas aquáticas devido à maior densidade e, conseqüentemente, à maior viscosidade da água permitiu que estes animais se utilizassem da mobilidade do meio aquático para se locomover passivamente, como apresentado em "Locomoção passiva".

Embora a densidade da água seja alta, sendo igual a 1000 kg/m^3 para água pura e cerca de 1,026 para a água do mar, os principais constituintes orgânicos, como proteínas e carboidratos, são mais densos que a água, exceto pelos lipídeos (**gorduras**) cujas densidades são inferiores (cerca de 0,9).

Como a maior parte do corpo de um animal é de proteínas e de carboidratos, estes tendem a afundar lentamente na água. Para poder explorar continuamente a coluna de água e dela se utilizar para se locomoverem, esses animais apresentam algumas adaptações para diminuir ou simplesmente anular a taxa de afundamento.

As principais adaptações são:

- Redução do conteúdo de elementos pesados.
- Armazenagem de óleos e gorduras.
- Câmaras de ar.
- Alteração da superfície de resistência ao afundamento.



Repare que o óleo de cozinha (gordura vegetal) ou a banha (gordura animal) não se misturam com a água por serem mais leves.

Redução do conteúdo de elementos pesados

Alguns grupos animais como moluscos e artrópodes, principalmente, apresentam carapaças e conchas que são compostas por elementos pesados, como por exemplo o carbonato de cálcio das conchas de mariscos e caramujos. A redução desta concha, nas formas que flutuam, diminui muito a taxa de afundamento. As **LEBRES-DO-MAR**, por exemplo, são gastrópodes cujas conchas são muito reduzidas e internas; desta forma, podem nadar na coluna de água, ao contrário dos demais gastrópodes.

Outra forma de redução é através da diluição do corpo. O corpo de alguns animais apresenta uma porcentagem de água muito maior do que outros animais. Este é o caso das medusas e também dos **CTENÓFOROS** e **SALPAS**. Nestes animais, a porcentagem de água no corpo pode ultrapassar 95% do peso total, diminuindo muito a taxa de afundamento.

Alguns animais substituem íons pesados como Magnésio (Mg^{+2}) e Sulfato (SO_4^{-2}) por íons mais leves como Sódio (Na^+) e Cloro (Cl^-). Este mecanismo ocorre em diversas formas planctônicas como as salpas, os ctenóforos e algumas formas de lulas.

LEBRE-DO-MAR

Gastrópode marinho do gênero *Aplysia*.

CTENÓFORO

Animal diploblástico planctônico provido de pentes de cílios.

SALPA

Animal urocordado com uma túnica externa e de hábito sempre planctônico.

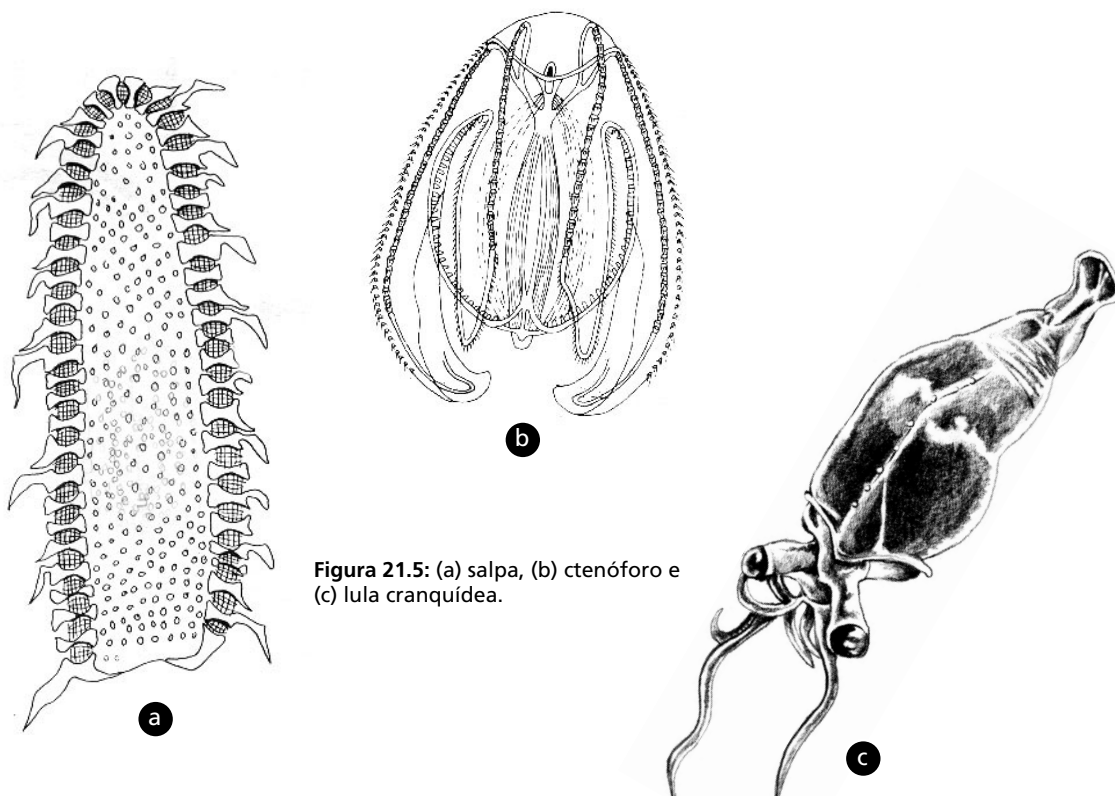


Figura 21.5: (a) salpa, (b) ctenóforo e (c) lula cranquídea.

Armazenagem de óleos e gorduras

Os animais podem armazenar energia de diversas formas. Como as gorduras e óleos têm uma densidade menor do que a da água, muitos animais planctônicos utilizam-se destes produtos para armazenagem energética, o que além de ser uma forma de reserva de alimento, também permite uma redução na taxa de afundamento. Esta estratégia não é exclusiva de animais planctônicos, alguns animais do nécton, como peixes (embora sejam natantes, também estão sujeitos ao afundamento), utilizam-se desta mesma estratégia. Cações e tubarões, por exemplo, armazenam grandes quantidades de óleos em seus fígados, assim como o bacalhau. Muitos de nós tiveram aquela experiência, nem sempre agradável, de tomar uma colherzinha de ‘óleo de fígado de bacalhau’ devido as suas propriedades nutritivas ou mesmo terapêuticas.

Câmaras de ar

Talvez a estratégia mais eficiente para diminuir a densidade específica de um animal seja a presença de câmaras de ar ou outros gases, os quais funcionariam como uma verdadeira bóia para estes animais. Muitos destes são formas que não apenas se mantêm em suspensão, mas flutuam sobre a superfície da água. Este é o caso de cnidários como as caravelas-portuguesas e alguns gastrópodes planctônicos, estes últimos capazes de se manter em suspensão mesmo carregando uma concha calcárea.

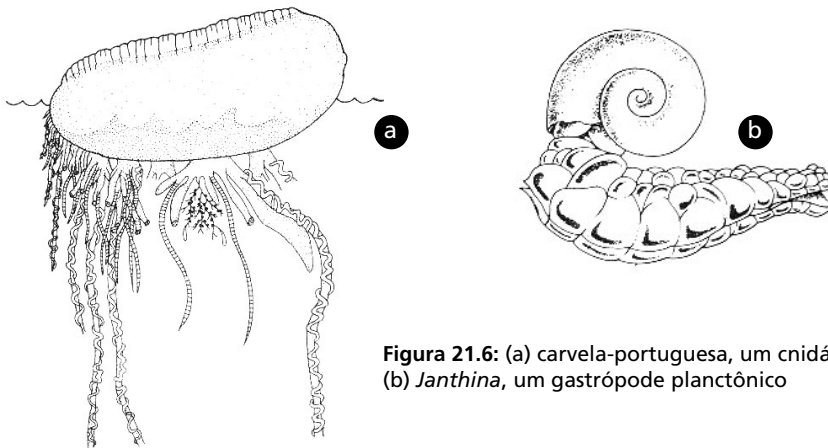
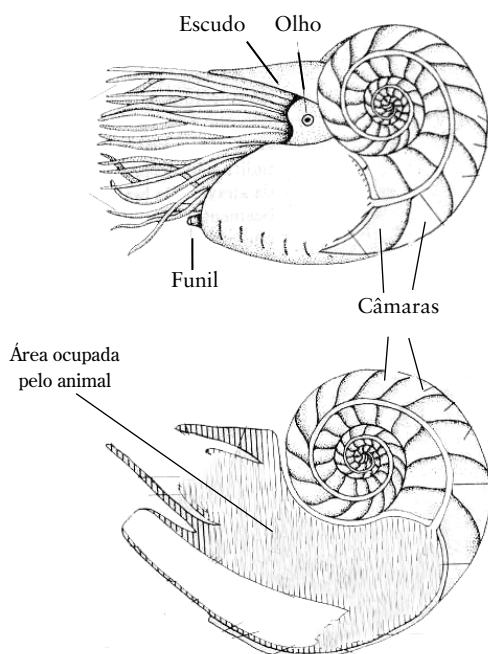


Figura 21.6: (a) carvela-portuguesa, um cnidário e (b) *Janthina*, um gastrópode planctônico



Em se falando em conchas pesadas, moluscos cefalópodes, como os nautilóides (aparentados dos polvos e lulas), possuem conchas extremamente grandes e pesadas, entretanto, conseguem se manter em suspensão, pois estas conchas são formadas por câmaras isoladas onde o animal secreta, ativamente, um gás que contrabalança o peso do carbonato de cálcio da concha.

Figura 21.7: *Nautilus sp.* e sua concha com câmaras de gás interligadas.

Peixes ósseos natantes também sofrem o mesmo tipo de problema devido à grande densidade de seus ossos e músculos. Para isso, apresentam um órgão denominado **bexiga natatória**. Ela pode variar seu volume interno através da secreção ou absorção dos gases internos em função da **profundidade** onde o peixe se encontra. O funcionamento da bexiga natatória é muito semelhante ao sistema utilizado em submarinos para submersão e emersão.

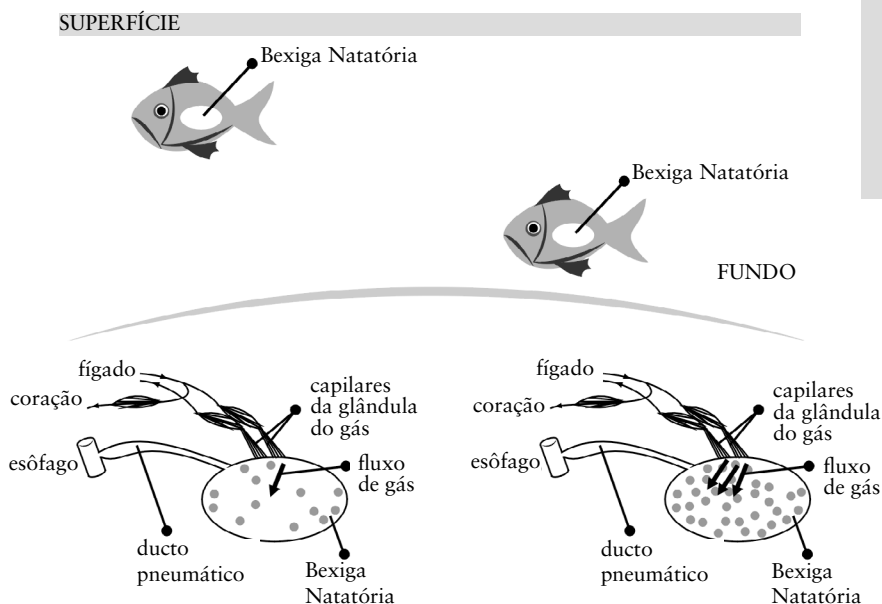


Figura 21.8: Bexiga natatória de um peixe ósseo e seu funcionamento.

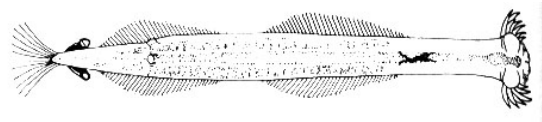
! Conforme aumenta a profundidade da água, aumenta também a pressão. Para cada dez metros de profundidade, a pressão aumenta em uma atmosfera. Como o volume é diretamente proporcional à pressão, um peixe com uma bexiga de 200 ml de volume e que está à 10 metros de profundidade, terá sua bexiga contraída para 100 ml quando descer a 20 m de profundidade. Desta forma, ele terá que secretar mais gás para a bexiga a fim de manter a mesma flutuabilidade.

Alteração da superfície de resistência ao afundamento

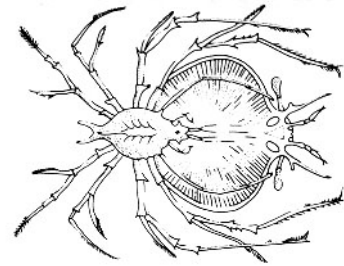
Da mesma forma que a viscosidade limita a capacidade de natação em números de Reynolds baixos, esta também diminui a taxa de afundamento. Por esta razão, boa parte dos animais planctônicos é de tamanho muito pequeno. Mesmo assim, muito destes animais ainda são mais densos que a água e tendem a afundar.

Como a viscosidade está relacionada com a superfície do corpo, modificações na forma do corpo que levem a um aumento da superfície fazem com que a viscosidade ‘ajude’ o animal a diminuir sua taxa de afundamento. Este aumento da superfície pode ocorrer através de corpos alongados, como nos **QUETOGNATOS**; de corpos achatados, como nos próprios quetognatos ou em larvas como as da lagosta; através de projeções no corpo na forma de cerdas longas; com o aumento no número de cerdas. Estas são comuns na maioria das larvas de não vertebrados ou mesmo de adultos como diversos copépodes.

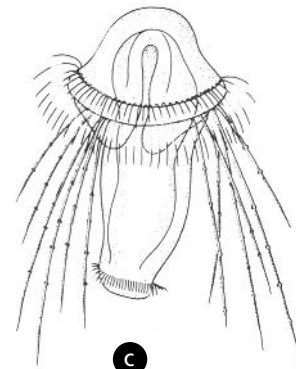
Portanto, como a superfície relativa diminui quando há um aumento nas dimensões do corpo, as formas plactônicas, ao atingirem um determinado tamanho, apresentam a tendência de aumentar sua superfície relativa através das estratégias já citadas.



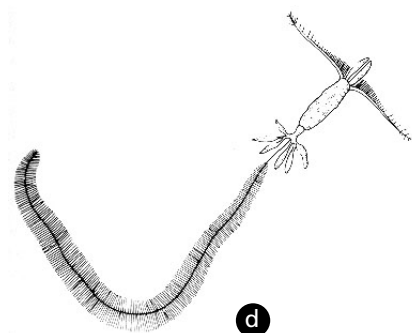
a



b



c



d

QUETOGNATOS

Animal predador planctônico com aletas no corpo, semelhante a uma flecha.

Figura 21.9: (a) Um quetognato alongado e achatado, (b) uma larva achatada de lagosta, (c) uma larva de poliqueta com cerdas e cílios, (d) um copépode com cerdas em forma de penas.

RESUMO

Os metazoários vivem em um meio menos denso que suas próprias células e, por esta razão, apresentam estruturas de sustentação denominadas esqueletos. Estas estruturas, primariamente de sustentação, podem também ser utilizadas para sua movimentação em relação ao meio. Os esqueletos podem ser moles, rígidos internos e rígidos externos. Quando eles são utilizados para a locomoção, ela pode ser passiva, ativa ou sésil. A capacidade de locomoção depende da viscosidade do meio em que o animal vive. A relação existente entre tamanho do corpo, velocidade do movimento e viscosidade pode ser descrita por um valor denominado Número de Reynolds. Em Números de Reynolds baixos, predominam as forças viscosas, enquanto em Números de Reynolds altos predominam as forças inerciais.

Como os metazoários são mais densos que o meio aquático, eles se utilizam da viscosidade do meio para se manter em suspensão, para tanto apresentam algumas estratégias para diminuir sua taxa de afundamento. As estratégias mais comuns são: a redução de elementos pesados, a armazenagem de óleos e gorduras, a presença de câmaras de ar ou a alteração da superfície de resistência ao afundamento do corpo.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

Considere um peixe como uma tainha de 30 cm de comprimento que nade a uma velocidade de 1 metro por segundo, e um peixe borboleta de 15 cm que nade a uma velocidade de 30 cm por segundo. Qual dos dois peixes precisa bater suas nadadeiras com mais frequência? Se você tiver a oportunidade de visitar um aquário, procure contar o número de batidas das nadadeiras dos peixes e suas velocidades relativas.

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, veremos as principais formas de sustentação e locomoção utilizadas pelos animais que vivem nos ambientes aquáticos.

Suporte e locomoção em esqueletos moles

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer as principais estratégias utilizadas pelos metazoários para se manter em um meio menos denso e se movimentar através dele.

Pré-requisito

Aula 21 – Suporte, locomoção e flutuabilidade.

INTRODUÇÃO

CÍLIOS E FLAGELOS

Embora consideradas estruturas diferentes devido ao seu tamanho relativo e ao número que apresentam por células, não há dúvidas de que se trata de estruturas homólogas, com uma organização interna e externa muito semelhante. A principal diferença entre eles está no comprimento e no tipo de movimento que fazem.



Figura 22.1:
Deformação de
uma estrutura
hidráulica
em função da
pressão exercida.

Como vimos na aula anterior, as estratégias de sustentação, fluidez e locomoção dependem do meio (mais viscoso – aquático; menos viscoso – aéreo) habitado pelos metazoários, conforme previsto pelo balanço entre as forças viscosas e inerciais. Este mesmo balanço envolve o tamanho relativo e a velocidade do animal em questão. Independente do meio onde vivem, os animais se sustentam ou se locomovem usando algum tipo de esqueleto – mole ou rígido. Entretanto, o tamanho de seus corpos será afetado pelas leis que regem sua movimentação, em função do ambiente.

Na aula anterior, mostramos que, tanto a sustentação quanto a locomoção dependem da presença de esqueletos. A capacidade de movimentação e locomoção seria apenas uma decorrência da sustentação. Normalmente, os sistemas orgânicos utilizados para esta movimentação são baseados em sistemas hidráulicos.

Por ser um líquido praticamente incompressível, a água, quando pressionada, oferece uma reação que irá deformar o corpo ou a estrutura locomotória (**Figura 22.1**). Este é o princípio hidráulico que veremos nesta aula e que será fundamental para todas as formas de locomoção no reino animal. Dependendo do sistema locomotor envolvido, podemos dividir a locomoção animal em dois tipos: **LOCOMOÇÃO CILIAR OU FLAGELAR** E **LOCOMOÇÃO MUSCULAR**.

LOCOMOÇÃO CILIAR E FLAGELAR

Cílios e flagelos são estruturas celulares na forma de evaginações da superfície do corpo cuja movimentação se baseia em microfibrilas que deslizam entre si. Com isto, quando as fibrilas de um lado se contraem, o líquido interno é forçado para o outro lado, causando uma curvatura na estrutura (**Figura 22.2.a**). No cílio, o movimento é de ondas longas que fazem com que ele bata vigorosamente estendido e se recupere lentamente curvado. No flagelo, por outro lado, a deformação se dá por ondas curtas que correm ao longo dele. O resultado é que no primeiro caso o movimento é perpendicular ao cílio e no segundo o movimento é ao longo do flagelo (**Figura 22.2.b**).

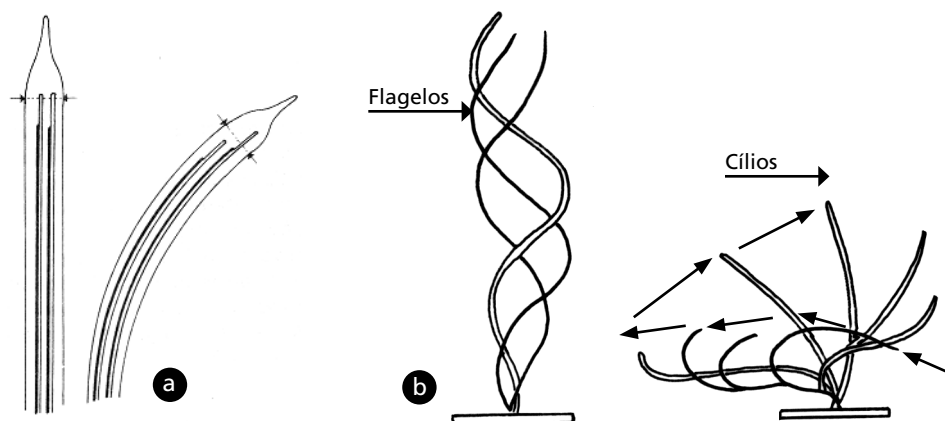


Figura 22.2: (a) Encurvamento de um cílio; (b) batimento ciliar e flagelar (Barnes *et al.*, 1995).

Como cílios e flagelos são estruturas celulares superficiais, eles são úteis na locomoção apenas quando a **relação área/volume** do corpo é muito grande. Ou seja, em organismos maiores, o volume corpóreo a ser carregado é muito grande em relação à área que gera o movimento. Desta forma, os únicos metazoários que apresentam flagelos em sua locomoção (no meio aquático) são as esponjas (coanócitos) e os espermatozóides dos metazoários. Cílios, por sua vez, são comuns em larvas de metazoários, por terem elas um tamanho pequeno (**Figura 22.3**).



Note que a energia para a locomoção é gerada, no caso dos cílios e flagelos, apenas pela superfície, daí a sua limitação quanto à relação área/volume. Pois é o peso (volume) do corpo que deve ser carregado durante a locomoção.

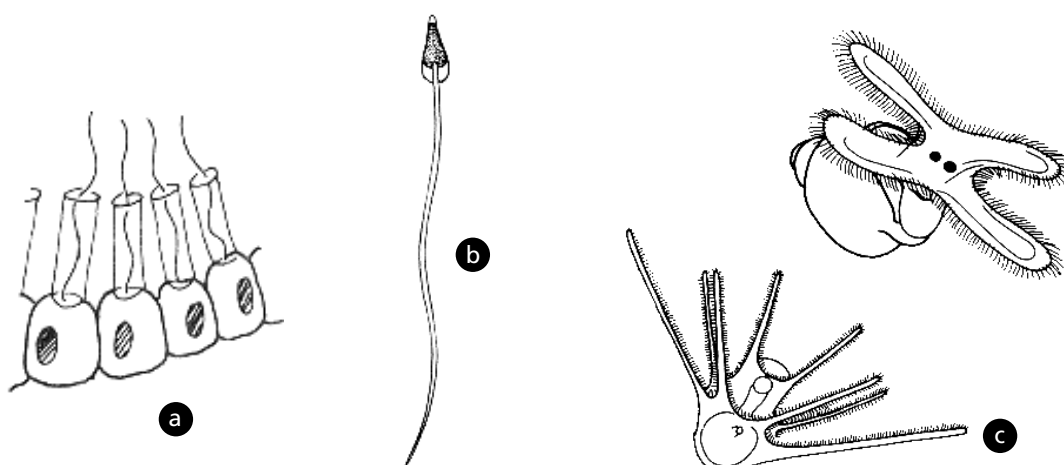


Figura 22.3: (a) Coanócito de esponja; (b) espermatozóide de metazoário; (c) larva de metazoário (Barnes *et al.*, 95).

NEMERTEA

Do grego *Nemertes* = uma ninfa marinha. Vermes acelomados como os platelmintos, mas que apresentam uma tromba invaginável independente do tubo digestivo. Este filo será abordado na disciplina Biologia dos Protostomados.

Algumas vezes, animais maiores podem manter cílios locomotores associados à outra forma de locomoção. Por exemplo, os platelmintos com seu corpo achatado (com uma alta relação área/volume) podem utilizar cílios para auxiliar a sua locomoção muscular. Um caso curioso é o de alguns **NEMERTÍNEOS** que, além de apresentarem um corpo achatado, secretam uma espécie de tapete de muco. Como o muco é muito mais viscoso do que a água, ele altera o número de Reynolds e assim permite a locomoção ciliar em um corpo de tamanho maior. Neste caso, o muco é um ambiente onde predominam forças viscosas para um corpo de maior tamanho, condição básica para a locomoção ciliar (Figura 22.4).

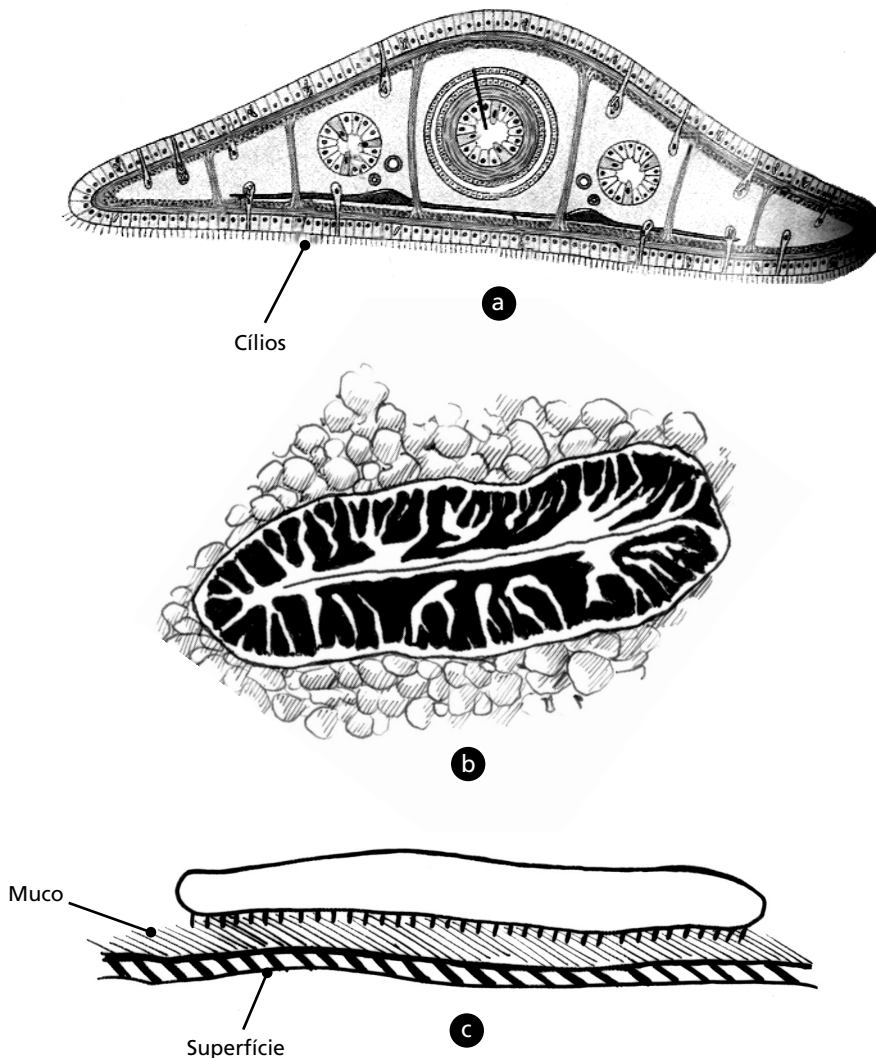


Figura 22.4: (a) Planária, em seção transversal, mostrando a forma achatada com grande área de contato se locomovendo (Hickman *et al.*, 1993); (b) planária locomovendo-se; (c) nemertíneo locomovendo-se por cílios sobre um tapete de muco.

Os ctenóforos também utilizam cílios em sua locomoção. Neles, os cílios estão organizados em estruturas semelhantes a ‘pentes’ distribuídos por tentáculos. Estes tentáculos aumentam em muito a superfície relativa do corpo dos cnidários, permitindo que atinjam alguns centímetros (Figura 22.5).

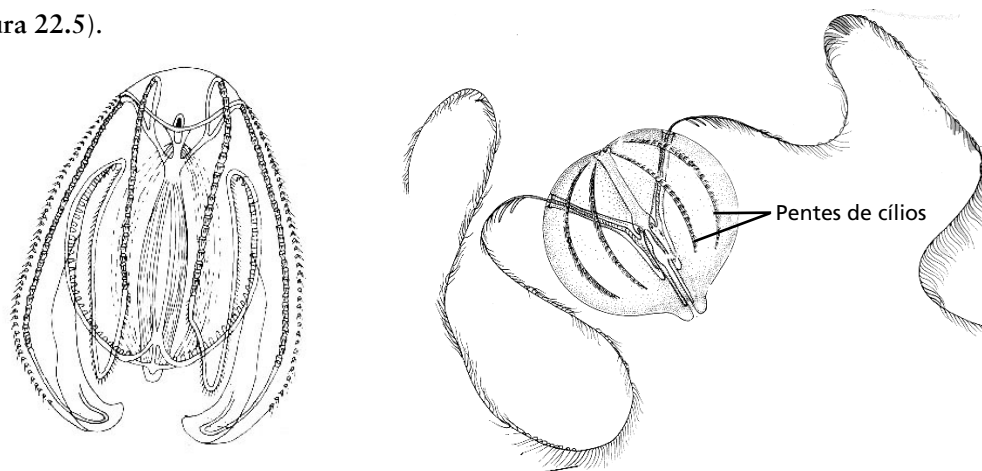


Figura 22.5: Duas espécies distintas de ctenóforos. Observe que nelas existem projeções para aumentar a superfície do corpo onde se localizam os ‘pentes’ de cílios (Brusca & Brusca, 1990).

LOCOMOÇÃO MUSCULAR

A locomoção muscular também se baseia no princípio hidráulico em que microfibrilas se deslocam simultaneamente. O deslocamento ocorre em nível celular e acarreta uma deformação na estrutura corpórea do animal, não sendo, portanto, apenas superficial. O princípio do funcionamento dos músculos é o da contração, ou seja, o seu encurtamento. A contração causa uma deformação no corpo e, se for contrabalançada por uma força no sentido oposto, pode levar à locomoção. Esse princípio é denominado **antagonismo**.

Por exemplo, quando você flexiona os músculos da parte superior do seu ombro para levantar o braço, um outro músculo antagonista se contraiu para retornar à posição original. Quando um músculo age sobre uma estrutura esquelética flexível, semelhante a uma placa de plástico, deixa-a encurvada (deformada). Ao cessar a contração muscular, a energia elástica armazenada nas estruturas esqueléticas faz com que ela retorne à condição original. Na maioria dos metazoários, a movimentação se dá pelo antagonismo das musculaturas.

Nos esqueletos hidrostáticos (moles), a musculatura age sobre um líquido incompressível, no caso a água (veja nota no box a seguir), das diversas cavidades como o celoma, o pseudoceloma, a blastocele ou mesmo os líquidos extracelulares. Várias formas de locomoção são possíveis utilizando-se ação muscular sobre esqueletos hidrostáticos, como veremos a seguir.



Na realidade, a água pode ser comprimida sim, mas para fins práticos e para a escala dos animais sua compressibilidade é tão pequena que pode ser desprezada.

Esqueletos hidrostáticos de suporte

Muitos animais sésseis apresentam esqueletos hidrostáticos que os mantêm eretos, principalmente em ambientes aquáticos. Um bom exemplo é o da anêmona-do-mar (cnidários), cujo esqueleto é formado pela cavidade gastrovascular. O animal é mantido ereto pela contração da musculatura da parede do corpo e, principalmente, dos seus septos longitudinais sobre a água da cavidade gastrovascular (**Figura 22.6**). Como esta é aberta (como você viu na Aula 20, esta cavidade representa uma extensão do meio externo, estando ligada a ele por uma abertura), a tendência de a água sair do corpo é compensada pelo batimento de cílios localizados na região da abertura e do **SIFONÓGLIFO**. Portanto, existe um antagonismo da musculatura da parede do corpo e do batimento ciliar que age sobre um esqueleto hidrostático.

SIFONÓGLIFO

Funil que se expande para dentro da cavidade gastrovascular dos cnidários.

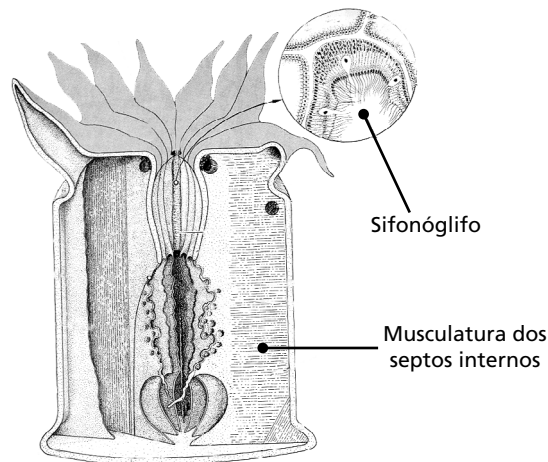


Figura 22.6: Anêmona-do-mar ereta. Observe a musculatura dos septos internos que contrai e a ciliação da sifonóglifo que age antagonicamente à musculatura (Brusca & Brusca, 1990).

Um exemplo mais complexo é o dos **briozoários**. Neles, há a combinação da carapaça externa (esqueleto rígido) com uma membrana ligada à musculatura. A contração da musculatura deforma a membrana que pressiona a água da cavidade interna do corpo. Não tendo como romper a carapaça externa, a água extravasa através de uma porção não endurecida (**Figura 22.7**), parecida com uma luva invertida, que vira pelo avesso e expõe uma coroa hidrostática para fora do corpo. A coroa é denominada **LOFÓFORO** e tem papel importante na alimentação e nas trocas gasosas desses animais.

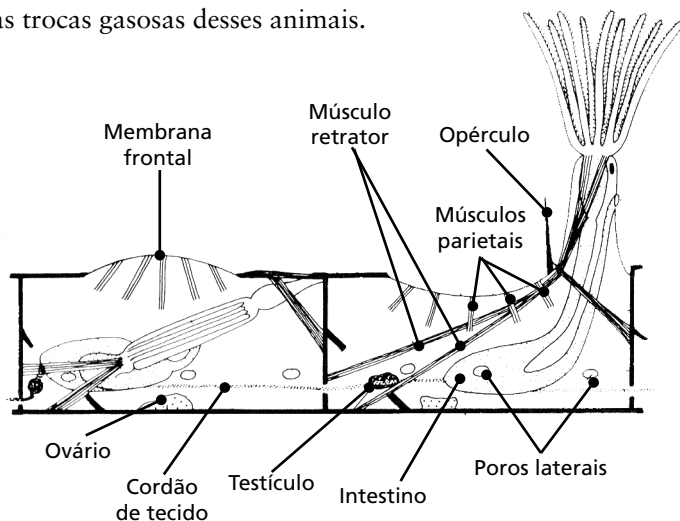


Figura 22.7: Briozoário com lofóforo recolhido e estendido (Barnes *et al.*, 1995).

! Apesar de o esqueleto de muitos briozoários ser rígido, o seu funcionamento se dá pela parte mole do corpo, sendo portanto um tipo de esqueleto hidrostático.

LOFÓFORO

Ver disciplina de Biologia dos Protostomados.

Apesar de poderem se locomover, diversos moluscos bivalves permanecem boa parte do tempo enterrados no sedimento marinho, estando ligados à superfície através de sifões. A extensão dos sifões também é baseada no esqueleto hidrostático. O fechamento do par de conchas expulsa a água da cavidade externa do corpo, denominada cavidade do manto. Como a concha é rígida, a água tende a sair pelas partes moles, no caso os sifões. Eles se estendem e mantêm a forma através da pressão exercida pela água que é sugada para dentro do sifão através do batimento ciliar das brânquias, como no caso das anêmonas. A retração dos sifões se dá pela ação antagônica da musculatura longitudinal destes. Assim, temos músculo adutor, que força o fechamento das conchas e exerce pressão sobre a água estendendo o sifão, além do batimento ciliar que impede a expulsão total da água e mantém o sifão ereto por longo período. Estes funcionam de forma antagônica com a musculatura longitudinal, que recolhe o sifão (**Figura 22.8**).

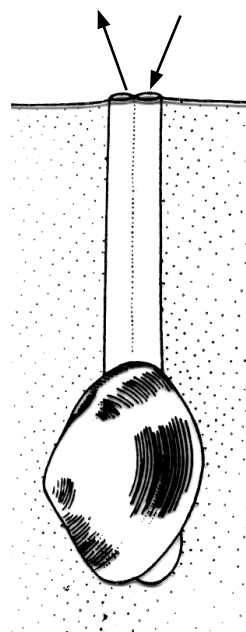


Figura 22.8: Bivalve com seu sifão inalante estendido (Brusca & Brusca, 1990).

Rastejamento

Esqueletos hidrostáticos de rastejamento são muito comuns no meio aquático e em diversos grupos aéreos, como minhocas e caramujos. No caso das minhocas, as contrações da musculatura ocorrem em ondas, ou seja, distintas partes do corpo encontram-se em diferentes estágios de contração (**Figura 22.9.a**). A deformação do corpo na forma de ondas se dá pela ação antagônica da musculatura circular, que envolve o corpo como anéis, e da longitudinal, que corre ao longo do corpo (**Figura 22.9.b**). Como ambas envolvem o celoma, a contração da musculatura circular pressiona a circunferência do celoma, levando a um afinamento do corpo e, conseqüentemente, ao afastamento das extremidades. Ao mesmo tempo, a contração da musculatura longitudinal leva à aproximação das extremidades e ao espessamento do corpo torna-o mais grosso. As contrações ocorrem alternadamente e em diferentes partes, formando ondas que correm ao longo do corpo. Para que haja movimento, é necessário que haja atrito entre o animal e o substrato por onde ele rasteja. Das porções do corpo que estão espessadas saem cerdas que auxiliam o animal a se fixar no substrato. As ondas correm no sentido de frente para trás; as partes afiladas, onde a musculatura circular está contraída, ficam livres e são, portanto, arremessadas para a frente, enquanto as partes espessadas dão apoio através do atrito (**Figura 22.10.a**). Como a onda corre em sentido contrário ao do movimento, ela é denominada **ONDA RETRÓGRADA**.

ONDAS RETRÓGRADAS

Apesar de parecer um contra-senso, a onda pode, sim, correr contra o movimento. Por exemplo, numa onda do mar, se você observar algum objeto boiando na superfície, notará que a energia passa em direção à praia, mas a água permanece assim como o objeto flutuante. Onda é uma transmissão de energia. Um outro exemplo é o da roda do carro, repare que em atrito com o asfalto, ela se move para trás, enquanto o carro se move para a frente.

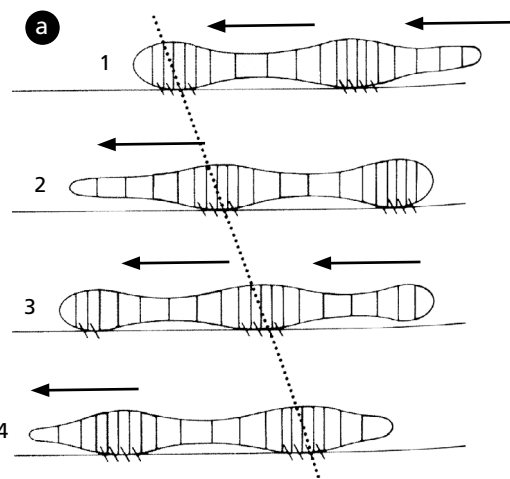
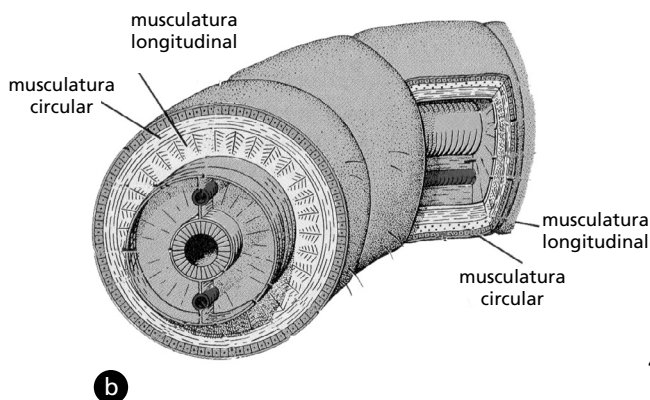


Figura 22.9: (a) Locomoção em minhocas, observe os pontos de apoio (atrito) entre o corpo e o substrato (Brusca & Brusca, 1990); (b) musculatura circular e longitudinal da parede do corpo da minhoca, envolvidas no processo de deformação do corpo (Hickman *et al.*, 1993).

Os caramujos rastejadores também utilizam o alongamento e o encurtamento do corpo na locomoção. Entretanto, neles, o celoma é reduzido, representando apenas a cavidade pericárdica, e os demais espaços corpóreos correspondem a cavidades hemocelomáticas. A musculatura que envolve essas cavidades leva à sua deformação, ora alongando, ora encurtando as cavidades hemocelomáticas (**Figura 22.10.a**). A tração ocorre nas partes encurtadas do corpo, as quais se fixam no substrato através de um muco viscoso e não de cerdas como nas minhocas. A onda corre de frente para trás, ou seja, também são ondas retrógradas.

Em alguns caramujos, no entanto, a onda corre no sentido do movimento (de trás para a frente), denominando-se **onda direta** (**Figura 22.10.b**), e as partes alongadas é que estão em contato com o substrato, como se as cavidades hemocelomáticas empurrassem o animal para a frente. Neles, a locomoção é mais lenta e permite poucas manobras, mas, em compensação, permite uma maior tração, como no caso da marcha reduzida de um automóvel. Este tipo de locomoção é comum em caramujos aéreos, onde a densidade do meio é muito pequena e seus corpos têm um peso relativo maior, e também em alguns gastrópodes (caramujos) marinhos que têm conchas muito pesadas.

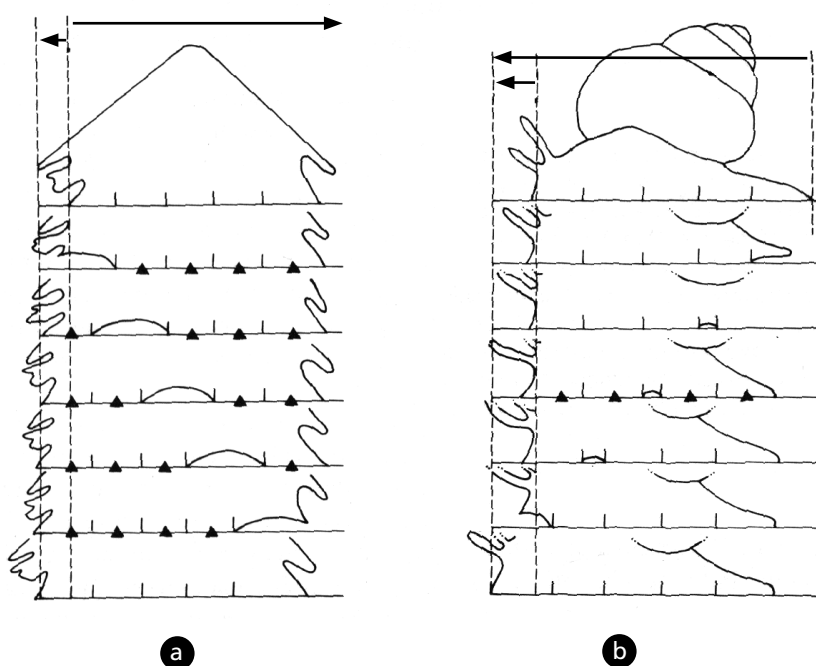


Figura 22.10: Rastejamento em gastrópodes (caramujos): (a) por ondas retrógradas; (b) por ondas diretas. Observe onde estão os pontos de apoio entre o corpo e o substrato (Barnes et al., 1995).

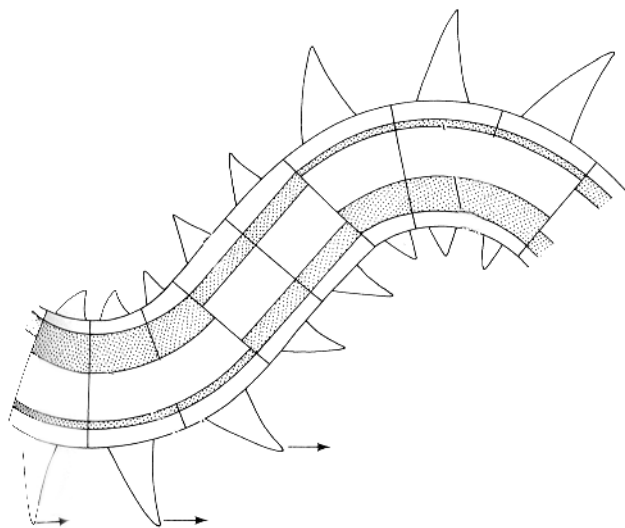
Ondas de rastejamento também podem ocorrer através de movimentos laterais do corpo. Neste caso, o antagonismo muscular ocorre quando os músculos longitudinais dos diferentes lados do corpo estão em estágios de contração distintos. Por só ter musculatura longitudinal, os nematódeos são bons exemplos. Neles, quando a musculatura de um lado se contrai, flexiona a cutícula da parede do corpo, que por ser elástica volta à posição normal com o relaxamento da musculatura. Da mesma forma, quando a musculatura longitudinal do outro lado contrai, ocorre o mesmo processo.

Outro tipo de movimento lateral é o movimento **SINUSOIDAL** ou **serpentiforme** que ocorre em alguns anelídeos poliquetas. Neles, grupos de segmentos estão com a musculatura longitudinal do corpo contraída de um lado e relaxada do outro (**Figura 22.11**). A contração muscular empurra o líquido celomático para o outro lado que se curva, dando o movimento lateral. Com o movimento lateral, expansões portadoras de cerdas são arremessadas para frente e com o substrato dão a tração. Ao inverter o movimento, estas expansões, denominadas **parapódios**, puxam o corpo para a frente, funcionando como protótipo de uma perna. Como a parte que dá tração é aquela na qual a musculatura está relaxada (parte mais alongada), a onda é direta, pois corre no sentido do movimento. Neste caso, há uma combinação do esqueleto hidrostático com um apêndice. Como veremos adiante, esse método de locomoção será explorado com muito êxito pelos artrópodes e vertebrados.

SINUSOIDAL

Este tipo de movimento é denominado também movimento ondulatório. Entretanto, como vimos, o movimento de locomoção de uma minhoca também se baseia em ondas, mas que correm no sentido do corpo. Por isso preferimos utilizar o nome sinusoidal. O termo serpentiforme deve-se a muitas serpentes que utilizam este tipo de movimento para se locomover rapidamente, embora ao se locomoverem lentamente o fazem de outra forma.

Figura 22.11: Locomoção no poliqueta Nereis. Observe onde estão os pontos de apoio entre o corpo e o substrato e o estado de contração das musculaturas longitudinais em ambos os lados do corpo (Brusca & Brusca, 1990).



Escavação

Esqueletos hidrostáticos de escavação são muito comuns em sedimentos marinhos, como praias. Seu princípio básico é o mesmo do rastejamento, só que ao invés de várias ondas de contração, normalmente o corpo apresenta uma única onda. Um exemplo é um poliqueta de praias, denominado *Arenicola*. Ele contrai a musculatura circular da região anterior do corpo que fica afilada e penetra na areia. Depois, nessa mesma região, a musculatura longitudinal se contrai e, com o espessamento, as cerdas se ancoram na areia. Desta forma, o animal pode puxar o resto do corpo através da contração da musculatura longitudinal. Inicia-se então uma nova série de contrações, onde a parte anterior se afina, para penetrar mais fundo no sedimento, e depois se ancora com a contração da musculatura longitudinal para voltar a puxar o corpo (Figura 22.12).

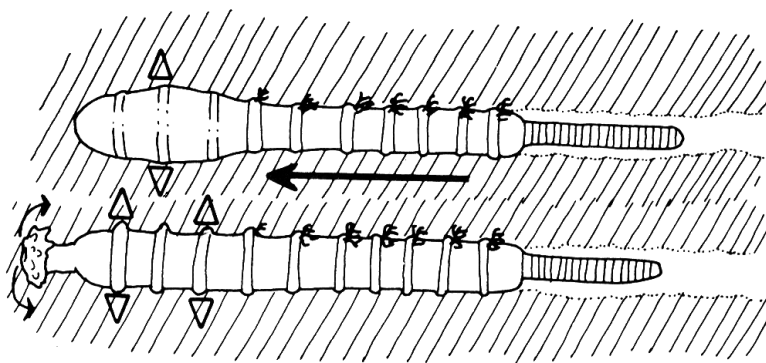


Figura 22.12: Escavação em *Arenicola*. Observe os pontos de ancoragem quando o animal está dilatado (Barnes et al., 1995).

Essa forma de escavação por ancoragem também é utilizada por moluscos bivalves como *Donax*, o popular sernambi. Neles, o pé muscular também apresenta pequenas cavidades hemocelomáticas, como nos caramujos, o que permite sua deformação se alongando ou encolhendo. O sernambi, além do pé muscular, apresenta duas conchas, que acabam funcionando como um outro sistema hidráulico, como será visto a seguir.

O pé se afina através da contração das cavidades hemocelomáticas e penetra no sedimento (**Figura 22.13**). Uma vez dentro do sedimento, este se alarga com a deformação antagônica das cavidades hemocelomáticas, ancorando o animal. O resto do corpo é então puxado pela musculatura longitudinal. Nesse momento, a musculatura que fecha as duas conchas se relaxa e, devido à elasticidade do **LIGAMENTO**, elas se abrem fazendo um segundo ponto de apoio ou ancoragem. Dessa forma, o pé é deixado livre para uma nova seqüência de afinamento para penetrar no sedimento e posterior alargamento para ancorar, liberando as conchas que se fecham devido à contração do músculo adutor. Com dois pontos de ancoragem, o animal apresenta uma habilidade de escavar rapidamente muito grande, como pode ser visto no comportamento dos sernambis ao longo da praia, próximo à água.

LIGAMENTO DAS CONCHAS

Observe que quando você encontra um par de conchas de sernambi na areia, elas estão sempre abertas e unidas devido a um ligamento elástico. Quando vivos, suas conchas permanecem fechadas, pois o músculo adutor da concha está constantemente contraído.

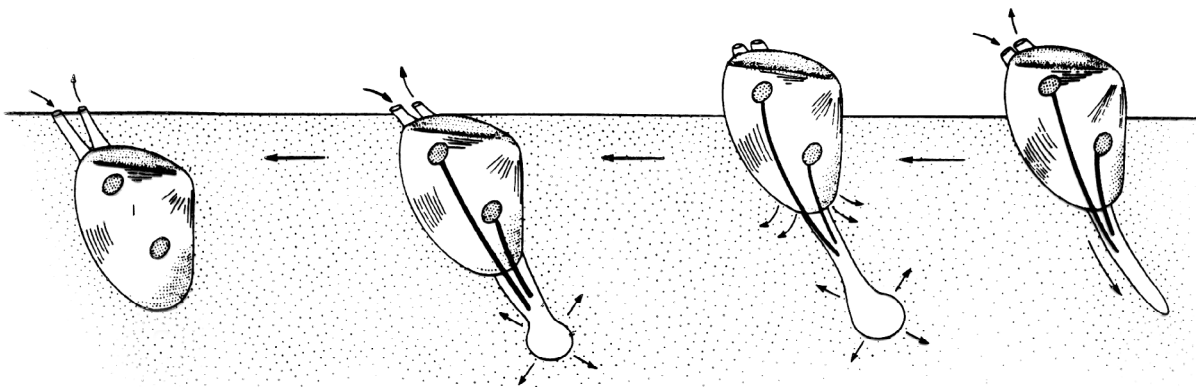


Figura 22.13: Escavação em sernambi (*Donax sp.*). Observe os pontos de ancoragem tanto do pé quanto das conchas (Brusca & Brusca, 1990).

Algumas anêmonas (cnidários) móveis que vivem associadas à areia, como as do gênero *Metapeachia*, também desenvolveram meios para escavação. Nelas, a porção basal de sua cavidade gastrovascular se deforma, ora afilando para penetrar na areia, ora se expandindo para sua ancoragem. Durante a escavação, elas se utilizam de músculos longitudinais para puxar o resto do corpo para dentro do sedimento (Figura. 22.14) de forma muito semelhante ao descrito em *Arenicola*.

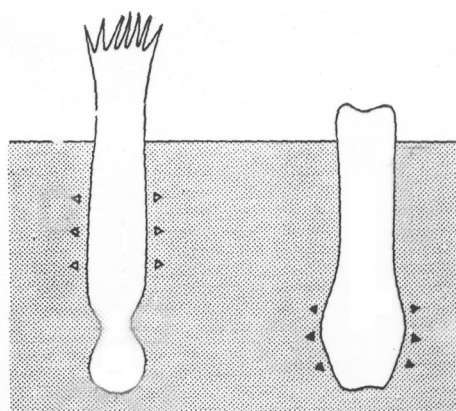


Figura 22.14: Escavação em anêmona-de-areia (*Metapeachia* sp.) (Brusca & Brusca, 2003).

Todos esses escavadores aproveitam-se, quando o meio é propício, das propriedades físicas dos sedimentos. Por exemplo, praias de areias muito finas (aquele tipo de praia dura em que uma bola pode pular) apesar de parecerem muito duras para a escavação, podem ser utilizadas por estes animais. Isto se deve a propriedades específicas deste tipo de sedimento, denominadas **TIXOTROPIA** e **DILATÂNCIA**.

Para compreender melhor esse processo, basta você observar que, em praias deste tipo, existe uma zona de transição meio úmida entre a areia encharcada (próxima ao mar) e a areia seca. Nesta zona de transição, se você exercer uma pressão contínua como, por exemplo, mantendo-se em pé sobre ela, você notará que em volta da área em que a pressão é exercida a areia fica seca e dura. Com o seu peso, a água que estava entre os grãos é expulsa e isto é o que denominamos **DILATÂNCIA**. Agora, se você começar a dar vários tapas sucessivos na mesma porção de areia – cuidado para não o acharem louco – você vai observar que a areia vai se liquefazendo, ficando cada vez mais mole. Isto é o que denominamos **TIXOTROPIA** do sedimento.

Os animais que escavam nesses tipos de praia utilizam a estratégia de ‘bater’ (o equivalente a seus tapas) na areia várias vezes para facilitar a escavação, deixando o sedimento mais mole devido à tixotropia. E quando ancoram, eles exercem uma pressão contínua, que expulsa a água e torna a areia mais dura (dilatância), facilitando sua ancoragem. Assim, o animal ‘endurece’ as laterais de onde está escavando e ‘amolece’ a parte a ser escavada, aproveitando as propriedades físicas dos sedimentos para poder habitar esse tipo de praia aparentemente de difícil escavação.

Um bom exemplo de **TIXOTROPIA** é quando você constrói um castelo de areia fina. Note que se você começar a dar tapas sucessivos, o castelo desmorona, porque se liquefaz, o atrito entre os grãos e a água entre eles é que é responsável por tal efeito.

Propulsão a jato

Alguns animais que vivem na coluna d'água utilizam também o esqueleto hidrostático para se locomoverem, só que, nesses casos, o esqueleto é um sistema aberto. Um exemplo clássico é o das lulas, cuja maior parte do corpo é representada por uma cavidade ligada ao meio externo (mar) por um sifão (**Figura 22.15.a**). A contração da musculatura circular da parede do corpo expulsa a água do interior dessa cavidade. A água ao passar por um sifão estreito funciona como um jato, levando a um movimento em saltos. O retorno do animal à condição normal do corpo também é devido ao antagonismo muscular. Com o relaxamento da musculatura circular, os músculos radiais se contraem, aumentando o volume da cavidade que se enche novamente de água.

UMBRELA

Nome derivado do inglês, refere-se à porção superior do corpo das medusas com forma de sino ou de guarda-chuva. Sua elasticidade se deve à presença de uma camada gelatinosa (mesoglêia) entre o ectoderma e o endoderma.

Nas medusas (cnidários) ocorre uma forma mais rudimentar de jato-propulsão. Nelas, a porção externa, denominada **UMBRELA**, também é um pouco elástica e quando ocorre a contração da musculatura circular em volta da umbrela, a água é forçada para baixo e, pelo princípio da ação e reação, a medusa dá pequenos saltos para cima, mas de forma muito menos eficiente do que as lulas.

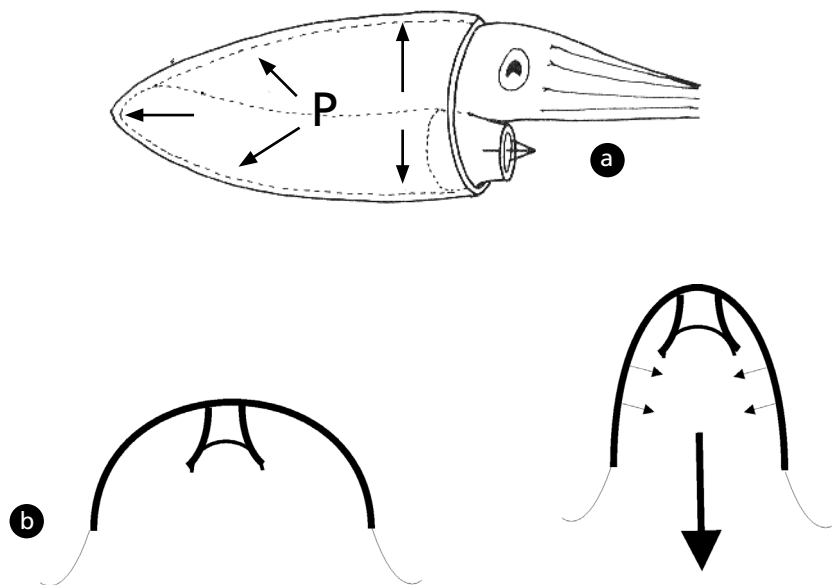


Figura 22.15: Propulsão a jato: (a) Em lulas (Barnes *et al.*, 1995); (b) em cubomedusas.

RESUMO

Os princípios de suporte e de locomoção nos esqueletos moles são hidráulicos, baseados na incompressibilidade da água. Geralmente, nas formas estruturalmente mais simples, a locomoção é efetuada pela própria superfície do corpo através de cílios ou flagelos que se deformam devido à pressão sobre os líquidos internos. Esse tipo de locomoção está restrito a espermatozóides, larvas ou alguns metazoários maiores que se locomovem lentamente e com grande superfície externa, como platelmintos e ctenóforos.

A locomoção muscular se baseia na deformação dos músculos, os quais podem agir sobre os esqueletos moles formados pelas diversas cavidades corporais. O princípio básico é o antagonismo de músculos agindo sobre um líquido. Os principais tipos de sustentação e locomoção com esqueletos moles são: 1) sustentação: um esqueleto hidráulico que se mantém ereto como em anêmonas, briozoários e moluscos bivalves. 2) rastejamento: comum tanto no ambiente aquático como no aéreo, baseado no antagonismo de diferentes músculos sobre uma cavidade líquida. O rastejamento se dá por ondas de contração que podem correr no sentido do movimento, denominadas ondas diretas, ou no sentido contrário ao do movimento, denominadas ondas retrógradas. As ondas podem correr tanto por um espessamento e afilamento ao longo do corpo como nas minhocas e os pés dos gastrópodes, como por ondas laterais no movimento sinusoidal ou serpentiforme comum em alguns poliquetas. 3) escavação: o animal se deforma afinando-se para penetrar no sedimento e depois procurando se ancorar através da dilatação do corpo. Este método é utilizado por grupos bem diferentes como poliquetas, moluscos bivalves e anêmonas-de-areia. O animal pode ainda utilizar-se das propriedades do sedimento para facilitar o processo de escavação em areias finas. 4) a propulsão a jato: Utilização da cavidade hidráulica que está ligada ao meio aquático por um sifão, como no caso da lula. A contração da musculatura da parede do corpo da lula leva à expulsão da água e, pelo princípio da ação e reação, a um movimento em saltos no sentido contrário. Algumas medusas utilizam uma estratégia semelhante, porém, mais simples, sem um sifão estreito.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

1. Por que na locomoção sinusoidal do poliqueta Nereis as ondas são diretas e não retrógradas como no caso da minhoca?
2. Discuta o conceito de homoplasia em relação às formas pelas quais os animais de praias de corpo mole escavam.
3. Por que na natureza seria fisicamente impossível encontrar um animal que fosse semelhante a uma baleia e se locomovesse por movimento ciliar?

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, veremos as principais formas de sustentação e de locomoção utilizadas pelos animais que apresentam esqueletos rígidos associados à musculatura.

Suporte e locomoção em esqueletos rígidos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer as principais estratégias utilizadas pelos metazoários para se manter e se movimentar em um meio menos denso, utilizando esqueletos rígidos.

Pré-requisitos

Aula 21
Suporte, locomoção e
flutuabilidade.

Aula 22
Suporte e locomoção em
esqueletos moles.

INTRODUÇÃO

Como abordado na aula anterior, a locomoção muscular se baseia no princípio do antagonismo. Destacam-se duas formas: a) um músculo age sobre um esqueleto deformando-o e, ao mesmo tempo, a elasticidade do esqueleto o leva à posição inicial; b) um músculo move o esqueleto em um sentido, e outro músculo move o esqueleto no sentido contrário, portanto retornando à posição original.

A locomoção utilizando esqueletos rígidos é baseada também no princípio do antagonismo muscular. Contudo, nesse caso, músculos complexos se ligam e agem sobre uma estrutura rígida. Esses esqueletos podem ser classificados, a grosso modo, em esqueletos rígidos externos, denominados exoesqueletos, ou esqueletos rígidos internos, denominados endoesqueletos. No entanto, muitas vezes a locomoção se dá de maneira semelhante, seja o esqueleto interno ou externo. Os esqueletos rígidos externos ocorrem tanto no ambiente aquático quanto no aéreo; entretanto, no ambiente aéreo, costumam atingir tamanhos menores. Por exemplo, os maiores animais aquáticos com esqueleto externo podem atingir mais de 2 metros, como o caranguejo-aranha-japonês (**Figura 23.1.a**), enquanto o besouro-gigante-da-amazônia, que raramente ultrapassa 20cm (**Figura 23.1.b**), é o maior animal aéreo com esqueleto externo.

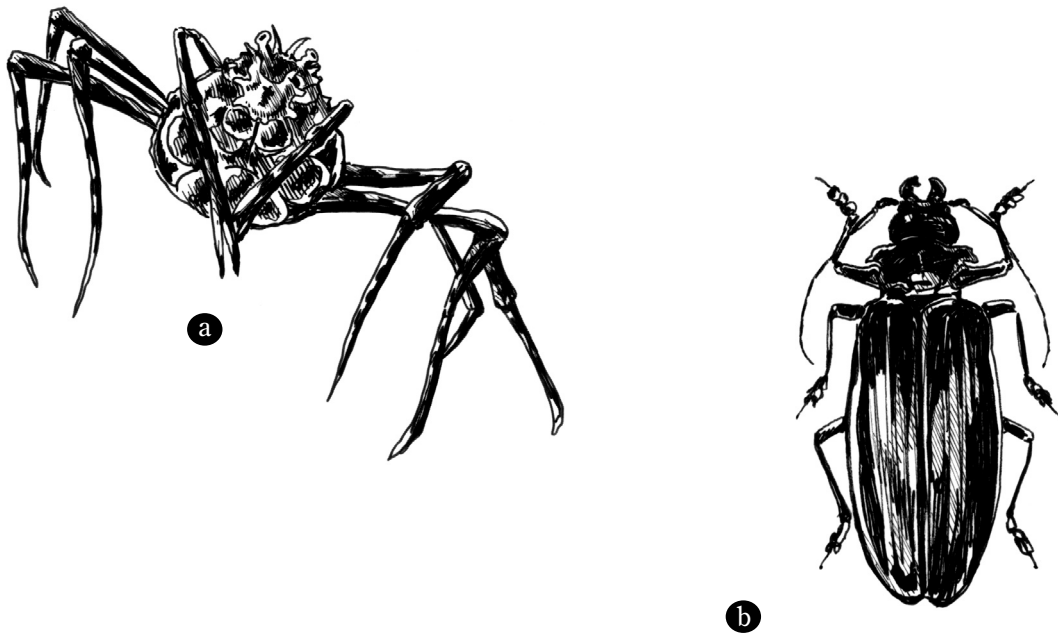


Figura 23.1: (a) Caranguejo-aranha-japonês (*Macrocheira kaempferi*); (b) besouro-gigante-da-amazônia (*Titanus giganteus*).

Para a sustentação de corpos muito grandes num ambiente aéreo (baixa densidade), seria necessário que o esqueleto externo fosse muito espesso. Como ele é oco, pois internamente está o corpo do animal, seu aumento em espessura levaria a um aumento de massa e à necessidade de uma musculatura mais poderosa para movê-la. Neste caso, teríamos um círculo vicioso – o animal teria que ter mais massa muscular para mover um corpo maior, que, por sua vez, deve ser maior para sustentar mais músculos, e assim infinitamente.

Os diferentes tipos de locomoção efetuados por esses esqueletos são apresentados a seguir.

NATAÇÃO

A natação pode ser efetuada de diversas maneiras nos animais de esqueleto rígido. Naqueles de esqueleto externo, como por exemplo em alguns crustáceos, a natação pode se dar pelo batimento de seus apêndices anteriores (patas), que são geralmente alargados e denominados **FILOPÓDIOS**, em contraposição aos **ESTENOPÓDIOS**, que são mais afilados e utilizados na marcha (Figura 23.2).

FILOPÓDIOS

Do grego *filos*= folha
+ *podia* = pé.

ESTENOPÓDIOS

Do grego *stenos* =
estreito + *podia* = pé.

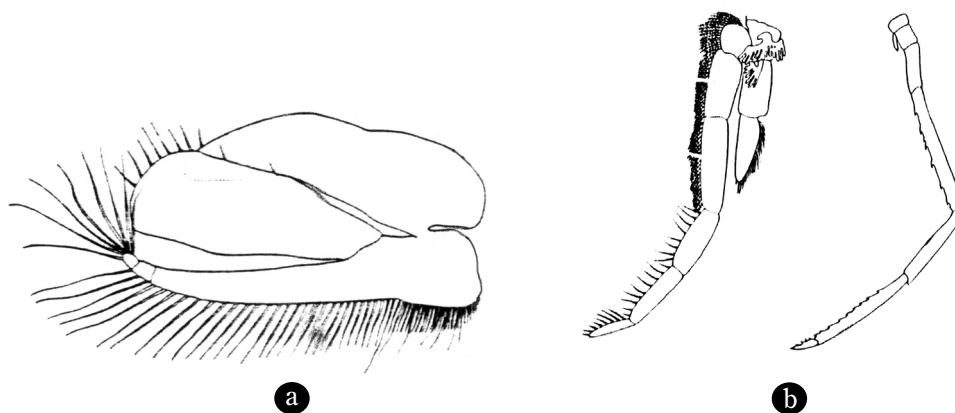


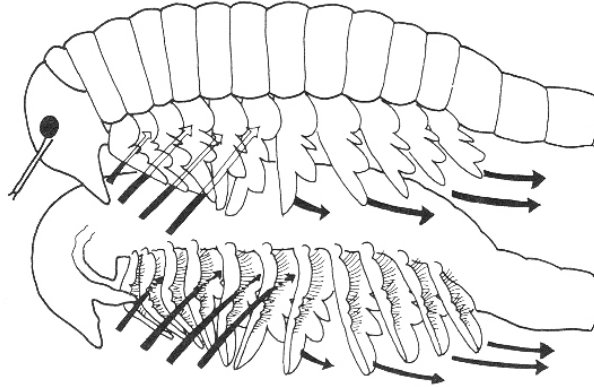
Figura 23.2: Variação morfológica nos apêndices de crustáceos:
(a) filopódios; (b) estenopódios.

METACRÔNICO

Como já visto no Módulo 2, o movimento metacrônico é o mais difundido entre os animais, pois permite uma coordenação simples. O movimento sincrônico, onde todos os apêndices fazem o mesmo movimento ao mesmo tempo, é de coordenação muito mais complexa.

O batimento dos filopódios se dá em ondas de contração, ou seja, um movimento **METACRÔNICO** em que há uma defasagem. O funcionamento é semelhante a um remo que expõe toda sua superfície na água quando a empurra para trás, e por ação e reação leva o animal para a frente. No recolhimento, o filopódio se posiciona de lado, expondo a menor área possível; é o que se chama movimento de recuperação, aquilo que o remador geralmente faz quando tira o remo da água (**Figura 23.3**).

Figura 23.3: Natação com batida e recuperação dos apêndices de crustáceo natante.



Alguns vertebrados também utilizam estratégia semelhante, como determinados peixes de costões ou recifes-de-coral. Apesar de terem uma nadadeira caudal natatória (como será visto mais adiante) para se locomover, eles fazem o mesmo tipo de movimento de remo com suas nadadeiras peitorais, expondo a área máxima no movimento efetivo e expondo uma área mínima na recuperação. Tartarugas aquáticas também se utilizam desta estratégia, usando suas patas anteriores e posteriores como remos (**Figura 23.4**).

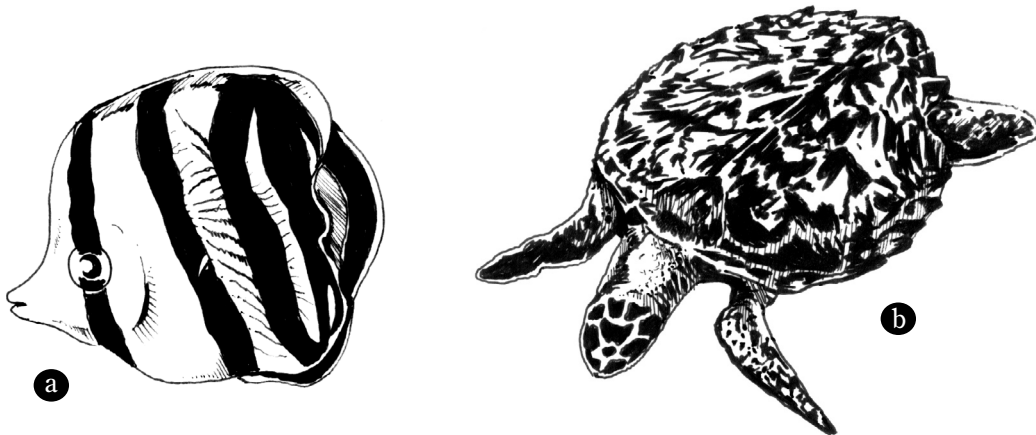


Figura 23.4: Apêndices em forma de ramos: (a) peixe-borboleta (*Chaetodon* sp.); (b) tartaruga-de-pente (*Eretmochelys imbricata*).

Nos animais com esqueletos internos, a forma mais comum de natação é o movimento **sinusoidal** ou **serpentiforme**. Para compreendê-lo, observe movimento de um peixe. Nele, os músculos locomotores que se contraem em ondas laterais (antagonismo dos músculos de um lado com os do outro) estão ligados ao esqueleto rígido interno. O resultado de tal movimento, quando a onda é retrógrada, é um movimento para a frente. Isto pode ser observado pela decomposição das forças envolvidas em vetores, como mostra a **Figura 23.5**. Pelo princípio da ação e reação, quando o animal faz o movimento sinusoidal, a água é empurrada para o lado e um pouco para trás. Realizando o movimento em um lado de cada vez ou com partes diferentes do corpo empurrando para lados diferentes, o animal se movimenta para frente, no sentido oposto ao da onda.

Se decompusermos estas forças em vetores, veremos que as forças laterais de um lado e de outro se anulam quando o animal oscila, enquanto as forças para frente se somam, levando a um movimento para a frente.

! É comum os animais apresentarem diferentes tipos de locomoção em função das necessidades. No caso dos peixes-borboletas, por exemplo, a locomoção por nadadeiras laterais permite movimentos lentos e pequenas manobras, enquanto o movimento sinusoidal das nadadeiras caudais é utilizado para rápidos deslocamentos.

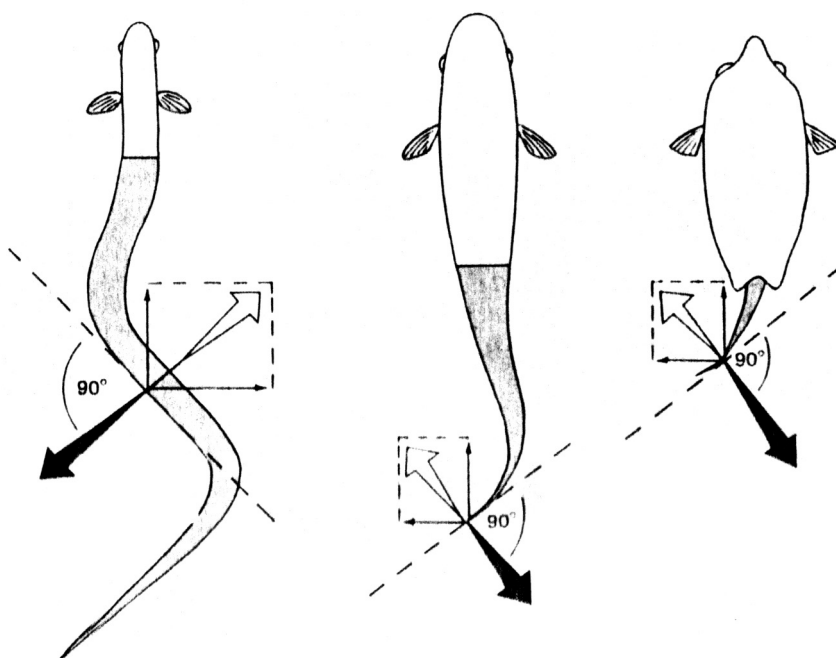


Figura 23.5: Movimento sinusoidal ou serpentiforme em um peixe. Observe as resultantes das forças mostradas através de seus vetores decompostos. (Pough *et al.*, 2003).

O movimento sinusoidal é um dos mais eficientes para a natação. Portanto, ocorre em uma série de grupos diferentes, principalmente dentro dos vertebrados, configurando-se um caso típico de característica **homoplástica**. Em peixes muito corpulentos, as ondas laterais não são possíveis ao longo de todo o corpo, mas ainda ocorrem em suas nadadeiras, mantendo o mesmo tipo de movimento. Alguns mamíferos marinhos, como baleias, golfinhos e focas, também apresentam movimentos sinusoidais em suas nadadeiras (Figura 23.6).

! No caso dos mamíferos, a conquista do ambiente aquático foi efetuada a partir de ancestrais do ambiente aéreo que se locomoviam através da marcha. Isto é uma evidência de que a natação por movimentos sinusoidais é muito adaptativa, tendo evoluído independentemente em mamíferos, peixes e outros animais. Curiosamente, o eixo de batimento se alterou. No caso dos mamíferos, ocorre de cima para baixo, enquanto nos peixes ocorre lateralmente.

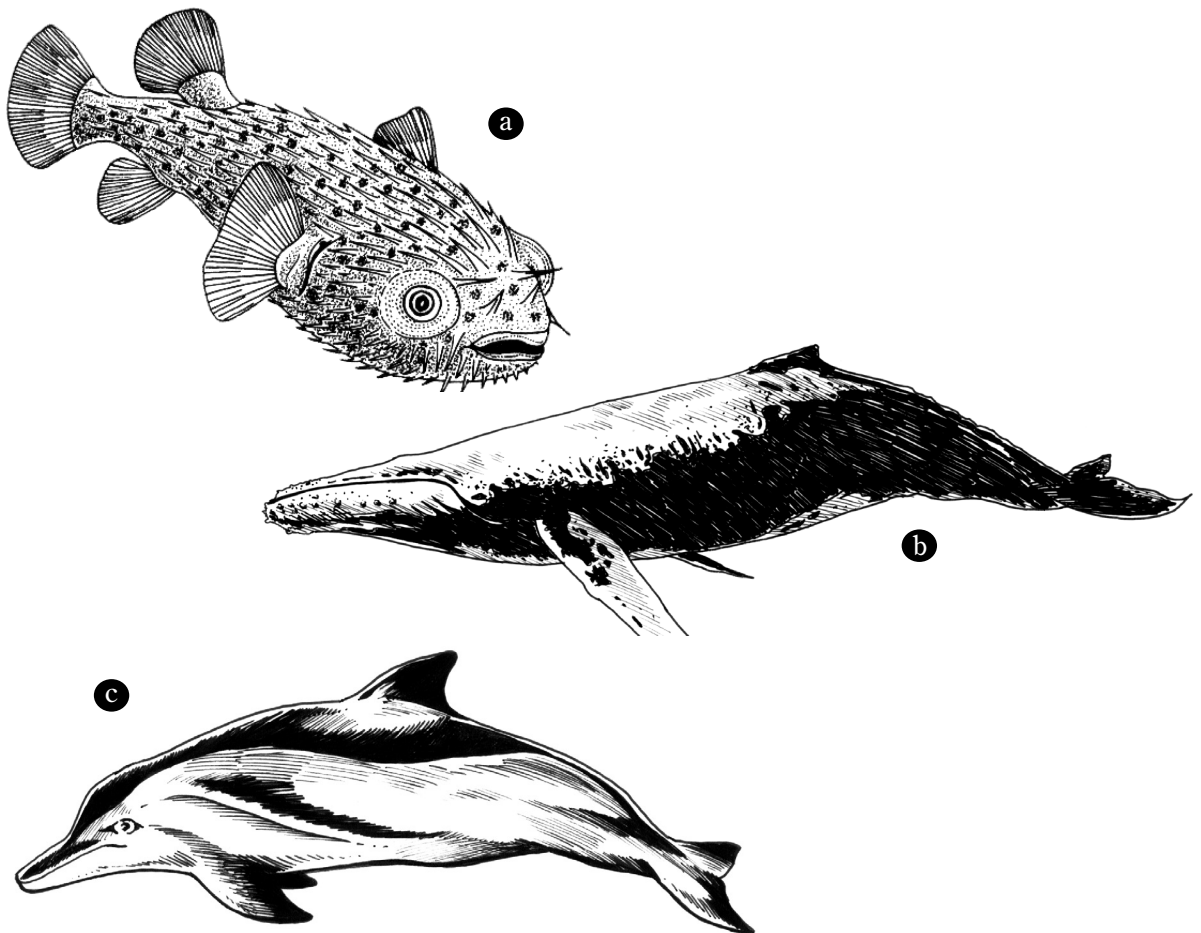


Figura 23.6: Movimento das nadadeiras em um peixe corpulento como o baiacu (a) (*Diodon sp.*) e em mamíferos como a baleia (b) (*Megaptera navaeangliae*) e o golfinho (c) (*Sotalia fluviatilis*).

MARCHA

A **MARCHA** é o tipo de locomoção que normalmente denominamos andar. Nos animais de esqueletos rígidos, ela está baseada em uma mistura de estruturas articuladas (esqueleto rígido) e complexos músculos associados aos esqueletos, e funciona a partir do princípio básico do antagonismo muscular.

Embora a marcha tenha surgido no ambiente marinho, há dúvidas se ela teria derivado do rastejamento dos poliquetas que possuíam **APÊNDICES LOCOMOTORES MOLES**, os quais poderiam ter dado origem a apêndices rígidos com articulações, ou se ela teria derivado dos apêndices natatórios rígidos dos crustáceos.

A marcha no ambiente marinho é muito comum em crustáceos, nos quais os filopódios são progressivamente substituídos pelos estenopódios. Algumas formas, como os camarões, mantêm os dois tipos de apêndice, filopódios abdominais, para a natação, e estenopódios torácicos, para a marcha. Os caranguejos apresentam apenas apêndices ambulatoriais, ou seja, para a marcha; já os siris têm o último par de patas torácico achatado, realizando movimentos de rotação para a natação.

MARCHA

Os termos marcha, andar ou movimento ambulatorial serão utilizados aqui como sinônimos, indicando aquela locomoção em que a força para que haja movimento é dada principalmente por apêndices rígidos e articulados.

Esses **APÊNDICES LOCOMOTORES MOLES** dos poliquetas são denominados parapódios (*para* = lateral + *podos* = pés), e se distinguem dos apêndices de marcha dos artrópodes não apenas por não serem rígidos, mas, principalmente, por não apresentarem articulações entre suas partes.

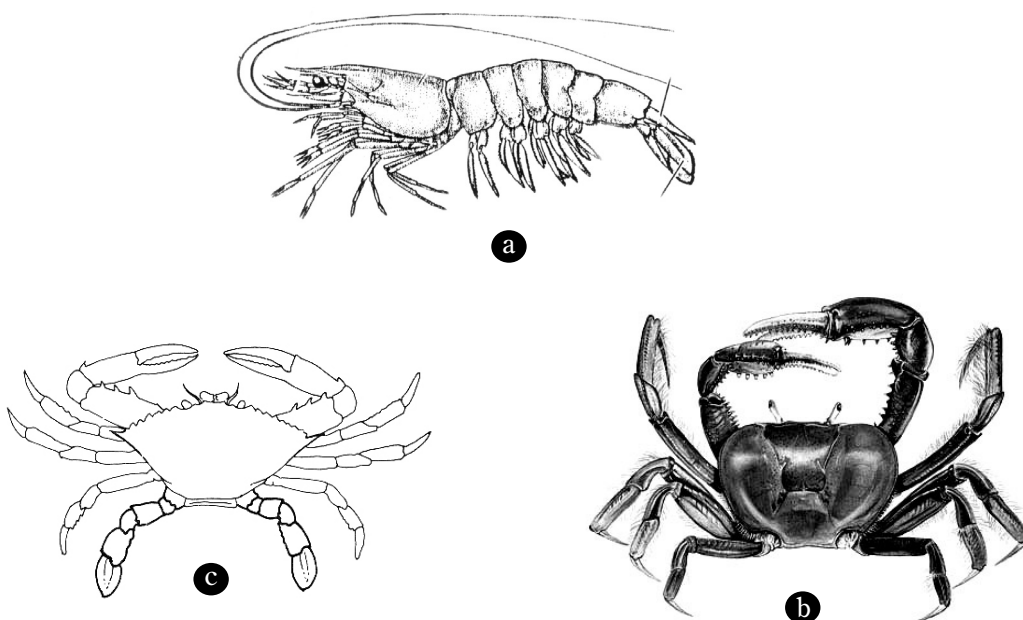


Figura 23.7: (a) Camarão mostrando os pés ambulatoriais (marcha) torácicos e os abdominais natantes (Brusca & Brusca, 1990); (b) caranguejo com apêndices ambulatoriais; (c) siri com o último apêndice torácico modificado para a natação (Barnes *et al.*, 1995).

HEMOCELE

Como será visto na disciplina Diversidade Biológica dos Protostomados, apesar de os artrópodes serem considerados celomados, o seu celoma se fusionou secundariamente à blastocele, originando uma cavidade interna denominada hemocele, *hemo* = sangue + *cele* = cavidade. Esta cavidade assume a função de circulação interna.

A marcha dos crustáceos se dá pelo movimento de extensão, fixação no substrato e retração do apêndice, puxando o corpo para a frente. Esse princípio básico é encontrado nos demais metazoários portadores de apêndices, mesmo naqueles que conquistaram o ambiente aéreo.

A forma mais primitiva de locomoção, no ambiente aéreo, seria aquela encontrada nas lacraias (miriápodes), cujo corpo, nitidamente metamerizado, apresenta um par de apêndices articulados por segmento. Estes se movem de forma semelhante aos crustáceos, com um arremesso (movimento de recuperação) e uma puxada (movimento efetivo), levando o corpo à frente. A marcha é facilitada ainda pela manutenção de um esqueleto hidrostático (a **HEMOCELE** dos artrópodes), que permite ondulações laterais do corpo, semelhantes ao movimento sinusoidal dos poliquetas, o que leva a uma locomoção mais rápida e eficiente (**Figura 23.8**).

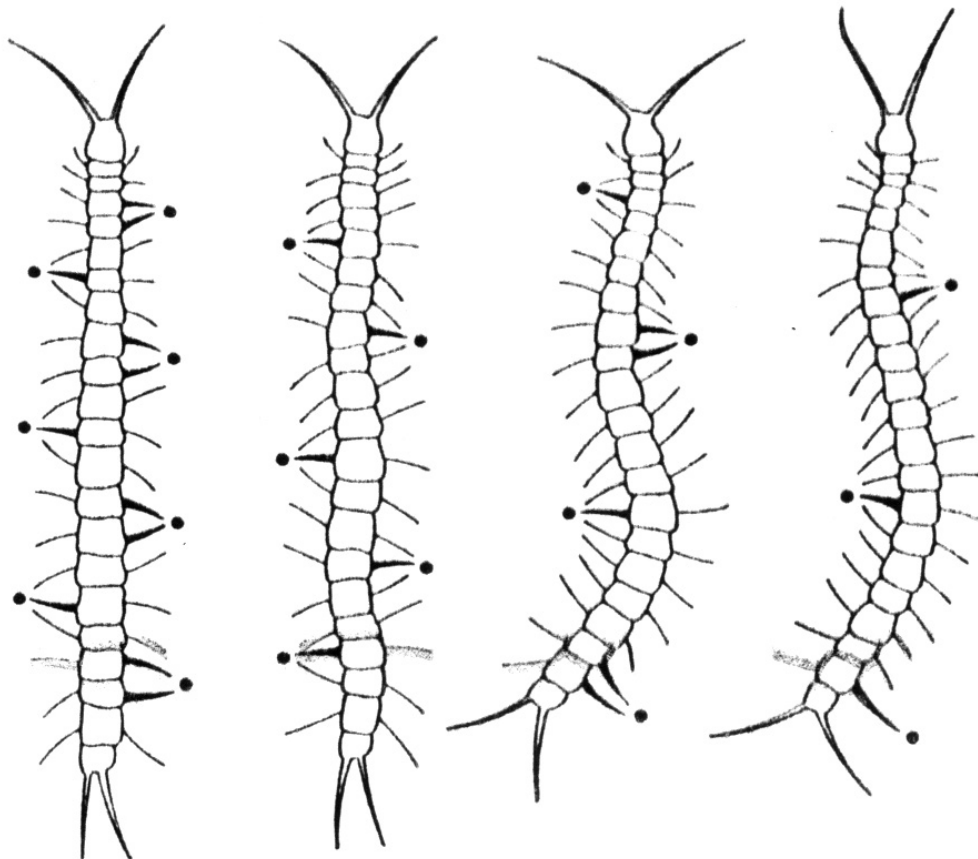


Figura 23.8: Locomoção em lacraias (Barnes *et al.*, 1995).

Nos artrópodes, ocorre uma tendência à redução da metameria e também uma tendência à fusão de segmentos. A reunião ou fusão de segmentos que desempenham determinadas funções leva a uma diferenciação do corpo em regiões especializadas. Com essa diferenciação, ocorre uma especialização ou redução dos apêndices. A especialização de partes do corpo é denominada **TAGMATIZAÇÃO**.

A redução de segmentos fez com que o número de apêndices diminuísse para três ou quatro pares apenas, mas em compensação sua especialização na locomoção é muito maior. Esses apêndices apresentam um grande número de articulações e músculos associados e, geralmente, são alongados. O princípio locomotor permanece o mesmo, com a extensão dos apêndices, apoio (tração) no substrato e posterior movimento de contração, puxando o corpo para a frente. A movimentação dos apêndices quase sempre se baseia no princípio metacronal, com cada um dos apêndices do corpo em um estágio diferente de movimento (**Figura 23.9**).

TAGMATIZAÇÃO

Os segmentos ou metâmeros com função similar que se agrupam ou se fusionam são então denominados **tagmas**. Alguns autores preferem usar outra nomenclatura, mantendo o termo de metameria **homônoma**, para aqueles animais onde os segmentos são todos similares, como na lacraia, e de **heterônoma**, quando existe especialização, sendo então um sinônimo de tagmatização. Num exame mais detalhado, pode-se perceber que o corpo de uma lacraia não é todo formado por segmentos semelhantes. A região anterior dela é diferenciada, formando uma cabeça. Então o corpo das lacraias também é tagmatizado.

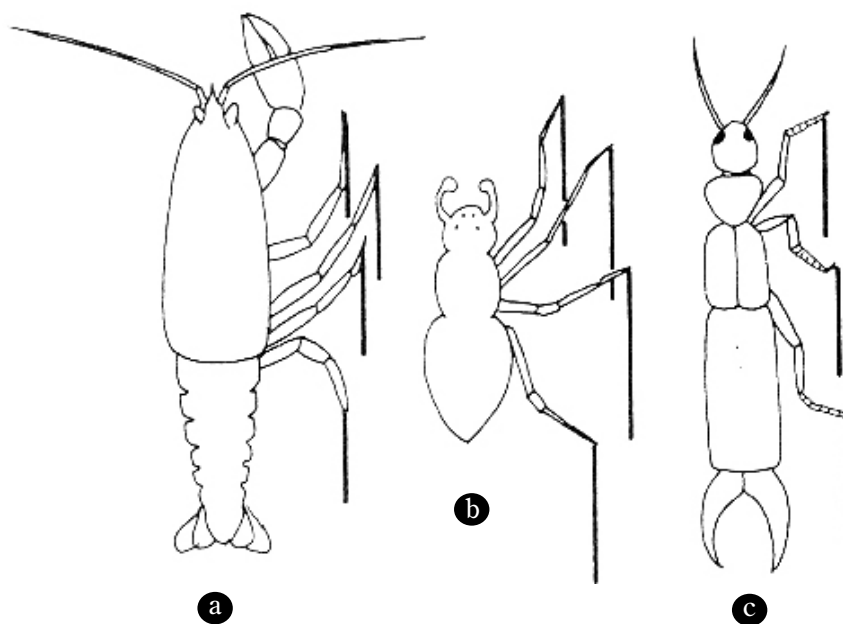


Figura 23.9: Locomoção por marcha: (a) lagostim; (b) aranha; (c) inseto. Observe o rastro que mostra o sentido do movimento. (Barnes *et al.*, 1995).

ALAVANCA

Para mostrar o funcionamento de uma alavanca, ver na internet a página: http://www.walter-fendt.de/ph11br/lever_br.htm

Marcha em Vertebrata

A marcha dos vertebrados se originou de uma derivação da natação, como nos demais animais. Nesse caso, pela transformação das nadadeiras peitorais dos peixes em apêndices ambulatoriais integrados a um esqueleto rígido interno, quando da conquista do ambiente aéreo.

Devido à menor densidade do meio aéreo, esta capacidade de locomoção envolveu o desenvolvimento de uma complexa musculatura associada a apêndices com articulações, onde se pode aplicar o princípio físico da **ALAVANCA**.

Pelo princípio da alavanca, a inserção dos músculos em diferentes porções dos ossos (esqueleto rígido) dos apêndices locomotores permite uma variedade complexa de movimentos. Por exemplo, músculos que se ligam próximo às articulações são mais fortes e sua deformação (contração) em comprimento é pequena, mas leva a uma grande extensão do esqueleto associado ao apêndice locomotor. Quanto mais longe da articulação do esqueleto (osso) o músculo estiver ligado, menos força é requerida, mas uma maior deformação em comprimento é necessária (**Figura 23.10**). Uma combinação complexa de posição e capacidade dos músculos permite, portanto, uma grande gama de opções em termos de capacidade de movimentação e força dos apêndices.

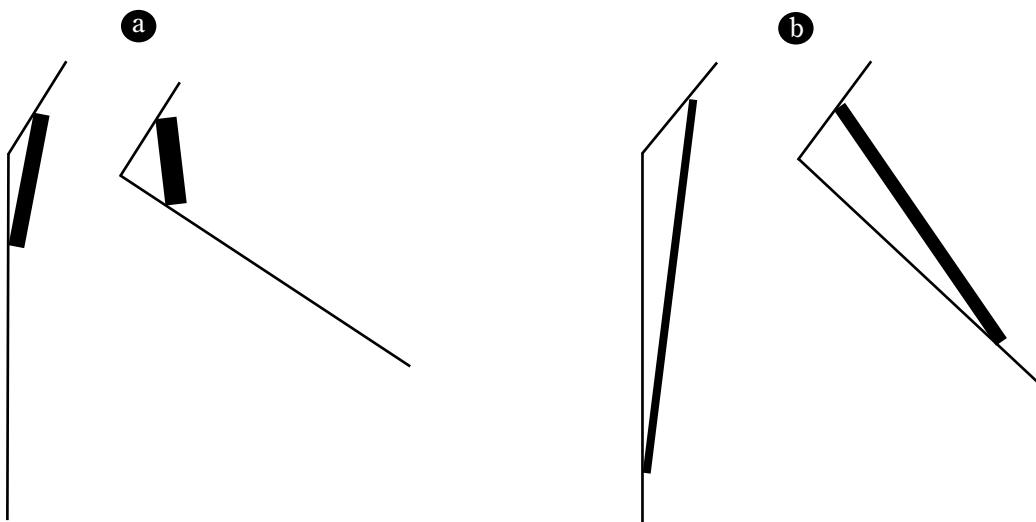


Figura 23.10: Posição relativa dos pontos de inserção muscular e necessidade de força e deformação para mover os apêndices. No caso (a), observe que o músculo está fixado próximo da articulação, portanto requer mais força, mas sua deformação, em termos de comprimento, é menor. No caso (b), é requerida menos força, mas com uma deformação maior no comprimento do músculo.

A evolução da locomoção nos vertebrados se inicia com o movimento serpentiforme de natação associado a apêndices locomotores articulados, no caso as **patas** anteriores e posteriores. O melhor exemplo de tal transição pode ser visto em **LAGARTIXAS, LAGARTOS e JACARÉS** com sua marcha associada aos movimentos serpentiformes de rastejamento (**Figura 23.11**). Neles, os músculos bem desenvolvidos associados às costelas fazem a deformação lateral do corpo. Com esta deformação, a pata articulada dianteira de um lado é arremessada à frente e a do outro lado dá o apoio e leva o corpo à frente, enquanto as traseiras realizam movimentos inversos. Repare como esse tipo de movimento é uma mistura do movimento serpentiforme com a marcha.

LAGARTIXAS, LAGARTOS E JACARÉS

Quando não estão se locomovendo, mantêm o corpo sobre o substrato. No caso dos mamíferos, por exemplo, o animal se mantém ereto sem se locomover por muito mais tempo. Usando os apêndices também como estruturas de sustentação.



Como as patas se originaram em dois pares, um anterior e outro posterior, estes animais são geralmente denominados tetrápodes. Admite-se que eles tiveram uma origem única e portanto são considerados um grupo monofilético.

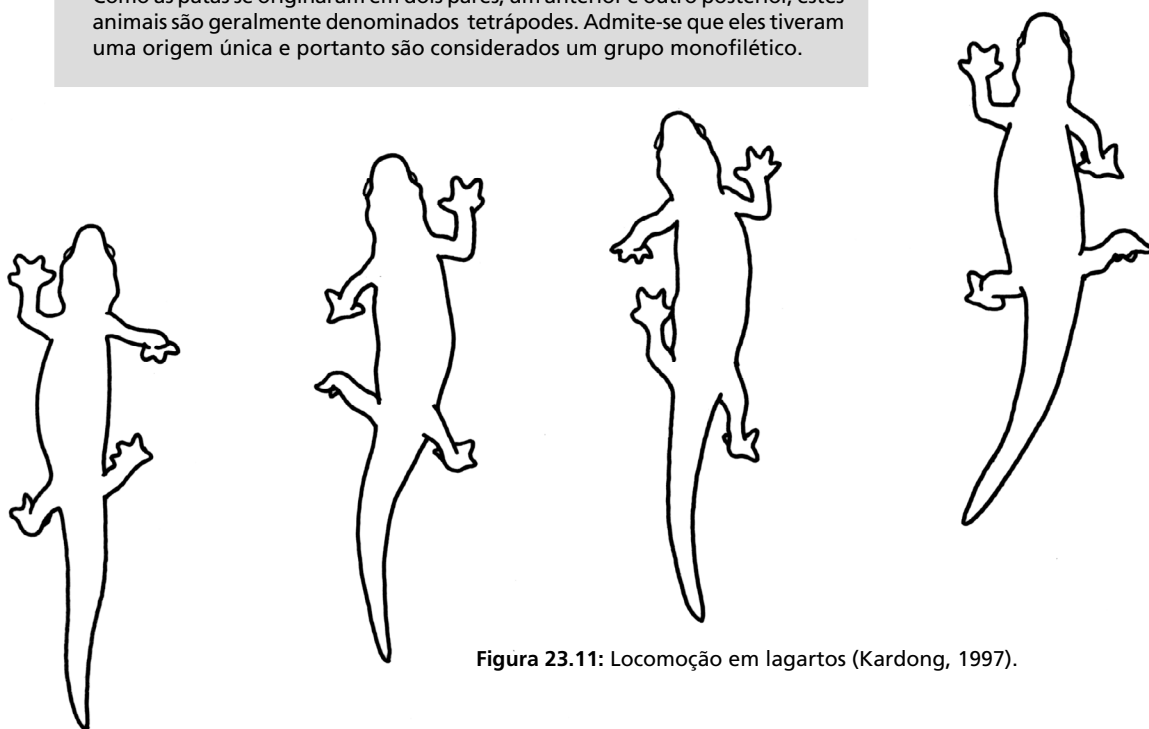


Figura 23.11: Locomoção em lagartos (Kardong, 1997).

Este mecanismo de locomoção de transição, entre o rastejamento e a marcha em vertebrados, se deve à baixa densidade do ar, que dificulta a sustentação de um animal de corpo grande. Através da utilização de feixes musculares mais complexos e de apêndices articulados mais alongados, pode-se utilizar, de forma mais eficiente, o princípio da alavanca conforme já discutido. Com isso, os apêndices passaram não apenas a serem utilizados na locomoção, mas também na sustentação **constante do corpo**, ocupando, neste caso, uma posição mais ventral e não lateral.

Um corpo suspenso requer um custo energético maior, mas em compensação a locomoção pode ser mais eficiente, já que não é mais arrastado sobre o substrato. Logo, a tração se dá pelos apêndices articulados que são arremessados alternadamente para a frente e, através de alavancas poderosas, puxam o corpo para a frente, usando o mesmo sistema básico de fixação e arremesso do corpo.

Variações neste mecanismo básico ocorreram em diferentes grupos de tetrápodes, tal como nos extintos dinossauros e nos atuais mamíferos. Entretanto, o princípio básico permanece o mesmo, como pode ser observado na Figura 23.12.

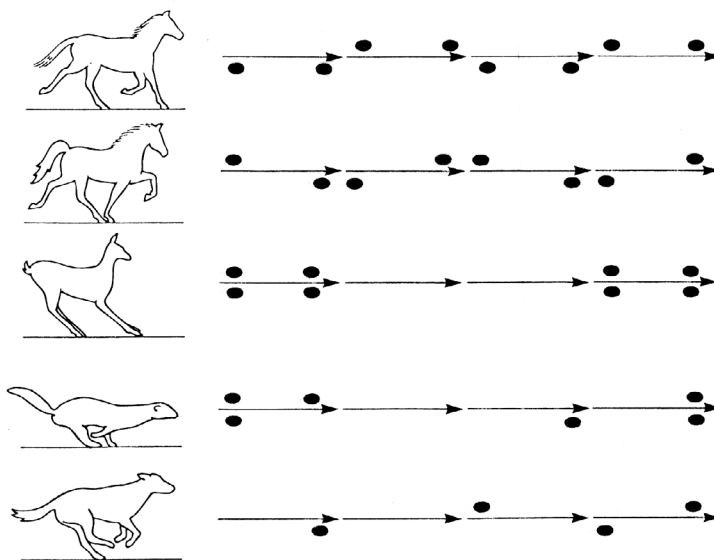


Figura 23.12: Marcha em alguns vertebrados. (Pough *et al.*, 2003).

RASTEJAMENTO

O rastejamento baseado em esqueletos rígidos não difere muito do padrão observado para esqueletos moles, como no caso das minhocas, caramujos (ambiente aéreo) e poliquetas (ambiente aquático). O exemplo mais comum de rastejamento, em esqueletos rígidos, ocorre nos vertebrados que secundariamente perderam seus apêndices locomotores (reversão), como no caso das cobras ou serpentes. Elas podem fazer uma grande variedade de movimentos locomotores diferentes em função do ambiente, mas as duas formas básicas são muito similares às ondas retrógradas ao longo do corpo (minhocas) ou laterais (poliquetas). No primeiro tipo de rastejamento, a cobra faz movimentos peristálticos semelhantes aos da minhoca. Entretanto, estes são efetuados por feixes musculares que ligam as costelas (esqueleto rígido) das cobras em suas placas ventrais.

Assim, com a passagem de uma onda de contração de frente para trás os feixes musculares recolhem as escamas, arremessando para frente, enquanto as partes que se mantêm em contato com o solo, fazem a tração, como as cerdas da minhoca nas suas porções infladas (**Figura 23.13.a**). Este tipo de movimento permite uma locomoção com mais tração, além de ser uma forma de locomoção que passa quase despercebida por possíveis presas ou predadores, pois requer deformações menos notáveis no corpo da serpente.

Para movimentos mais rápidos, principalmente de fuga, as cobras utilizam o movimento sinusoidal já visto, e que, não à toa, é também denominado movimento serpentiforme. Com ondas retrógradas, semelhante ao caso do poliqueta *Nereis*, a parte convexa da serpente é que dá a tração do corpo, empurrando o substrato para trás e, portanto, arremessando o resto do corpo para a frente (**Figura 23.13.b**).

Este tipo de locomoção rápida apresenta algumas variantes. Como, por exemplo, se a serpente estiver em uma toca, ou se estiver em um substrato instável, tal como acontece com as cascavéis e outras cobras comuns em dunas de areia. Mas sempre partindo do princípio básico das ondas laterais retrógradas causadas pela contração diferenciada dos feixes musculares que ligam as costelas às escamas ventrais de cada lado do corpo.

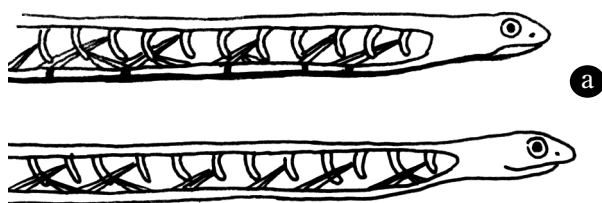
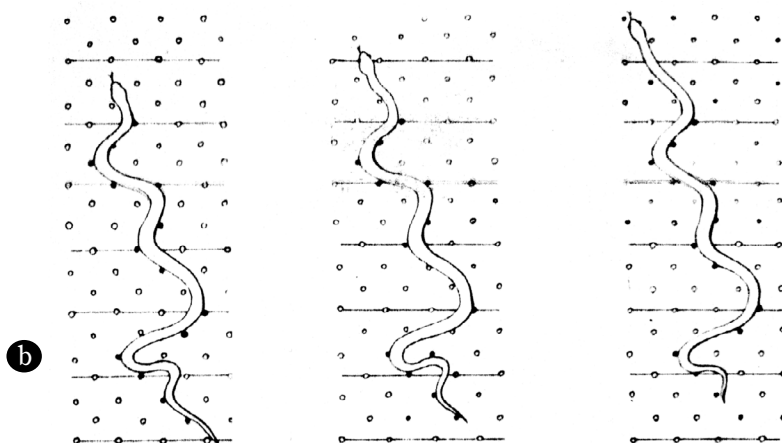


Figura 23.13: Rastejamento em serpentes: (a) peristaltismo retilíneo; (b) movimento sinusoidal ou serpentiforme. (Pough et al., 2003).



SALTAÇÃO

Qualquer animal é capaz de deslocar seu corpo por meio de uma rápida contração muscular. Observe que se você retirar um peixe da água e colocá-lo em cima de uma mesa, suas contrações musculares rápidas exercem contra a superfície da mesa uma força que lançará seu corpo para cima. Assim, para saltar, o animal deve exercer sobre um substrato força suficiente para imprimir uma velocidade de decolagem ao seu corpo. Por exemplo, o gastrópode, utilizando o opérculo como âncora, contrai rapidamente o pé muscular e lança seu corpo à frente (Figura 23.14).

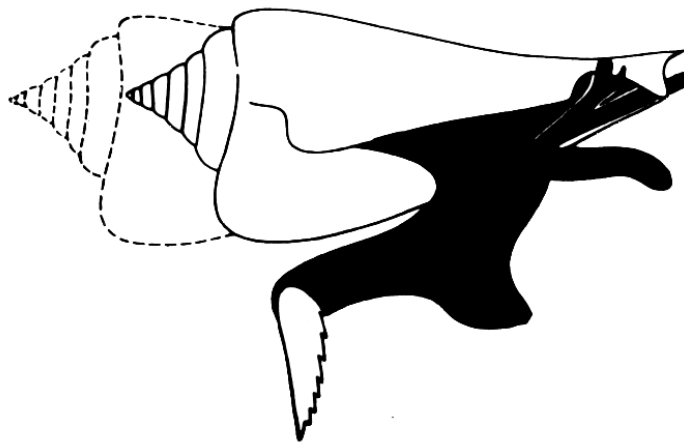


Figura 23.14: *Strombus* (Gastrópode), mostrando o momento da ancoragem. A linha tracejada indica a trajetória e o comprimento de um salto (Barnes, 1990).

Contudo, o movimento de salto é melhor realizado por animais com apêndices articulados. Assim, como na marcha, o esqueleto das patas atuam como alavancas neste sistema. Acompanhando a Figura 23.15.a, note que o cachorro ao saltar apóia suas patas traseiras no chão e contrai rapidamente os músculos de cada pata, exercendo uma força sobre o solo. Pelo princípio da ação e reação, o corpo de cachorro é lançado para cima e para frente. A ação elástica dos tendões e músculos auxilia no salto e pode ser comparada à de uma mola. Por exemplo, observe que após a pata traseira apoiar-se no chão o tornozelo é flexionado, estendendo os músculos gastrocnêmio e plantar e seus tendões (Figura 23.15.b). A energia elástica armazenada nos músculos extensores da pata e em seus tendões aumenta a eficiência no salto.

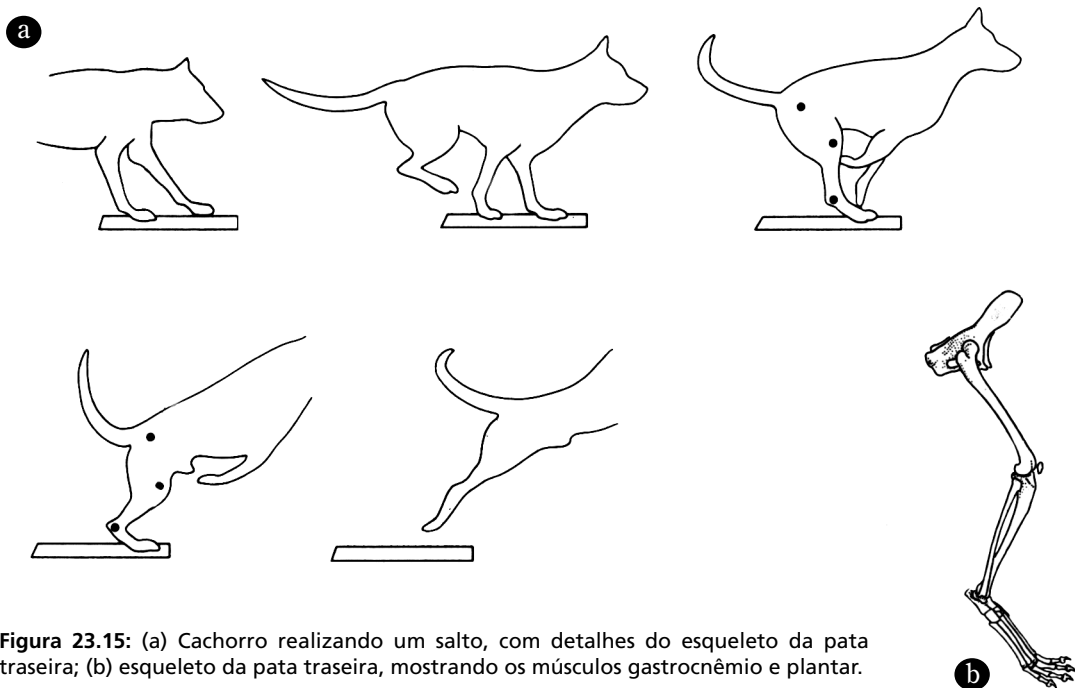


Figura 23.15: (a) Cachorro realizando um salto, com detalhes do esqueleto da pata traseira; (b) esqueleto da pata traseira, mostrando os músculos gastrocnêmio e plantar.

Em muitos animais, o salto requer uma contração rápida da musculatura associada a uma estrutura mecânica mais favorável do esqueleto das patas. Uma maior massa muscular proporciona um aumento de energia de contração de partida e o aumento no comprimento da pata aumenta a eficiência mecânica da alavanca. Assim, animais saltadores têm patas relativamente longas, denominadas saltatoriasis (**Figura 23.16**). Animais que se locomovem aos saltos utilizam muito a elasticidade da musculatura e dos tendões para economizar energia.

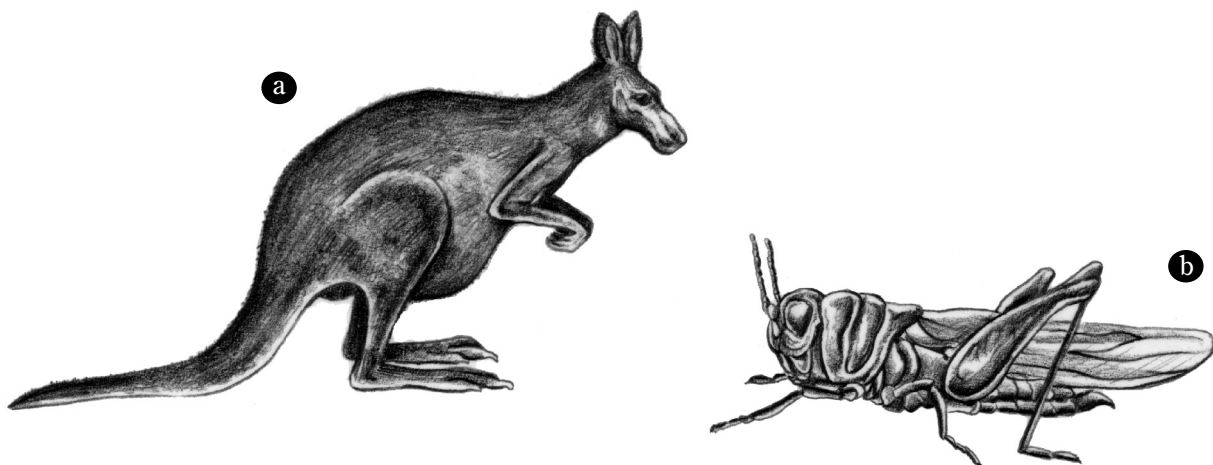


Figura 23.16: Gafanhoto (a) e canguru (b), indicando suas patas saltatoriasis.

Alguns animais utilizam-se de outros mecanismos para a distensão da pata, e não da contração muscular. Por exemplo, as aranhas não possuem os músculos extensores das patas; nelas o antagonismo à ação dos músculos flexores das patas é realizado pela pressão sangüínea extremamente alta. Algumas aranhas, tal como as papa-moscas, são exímias saltadoras, fazendo uso de uma súbita elevação da pressão sangüínea no último par de patas (Figura 23.17.a). Outro exemplo é o da pulga, que utiliza o princípio da catapulta: sua pata traseira é flexionada por contração muscular, tencionando uma região elástica da base da pata. A pulga pode permanecer com a pata traseira flexionada até que mecanismo de liberação seja acionado. Nesse momento, ocorre o relaxamento da musculatura, a região elástica libera subitamente a energia armazenada e as tíbias exercem uma grande força contra o solo.

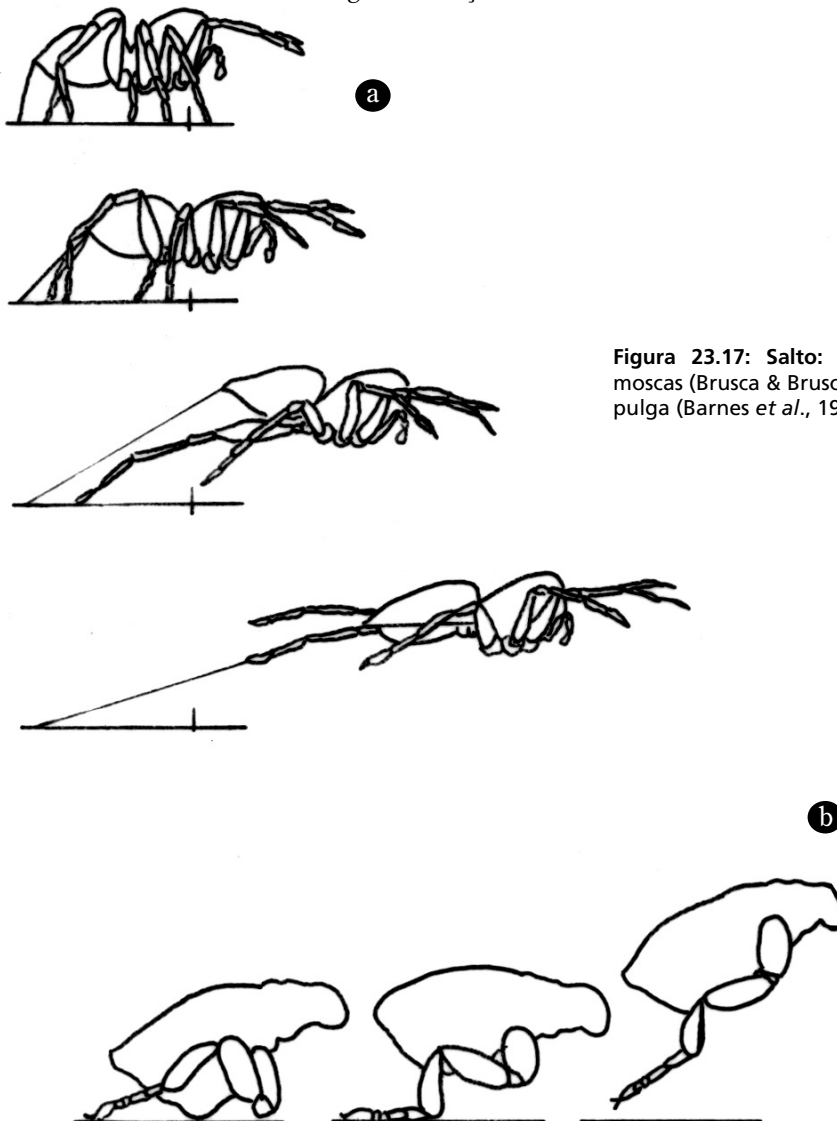


Figura 23.17: Salto: (a) de uma papa-moscas (Brusca & Brusca, 1990); (b) de uma pulga (Barnes et al., 1995).

VÔO

Os animais que se deslocam no ar, meio muito menos denso e viscoso que a água, enfrentam problemas parecidos aos que se movimentam no meio aquático. Nos meios fluidos não há um substrato que sustente o peso dos animais e as forças necessárias para deslocá-los são exercidas contra um meio que se desloca.

Alguns animais, como por exemplo o peixe-voador, anfíbio-voador, lagartos-voadores (o draco e o gecko), esquilo-voador, colugo (mamífero dermóptero), etc.; possuem uma espantosa capacidade de executar um voo planado com auxílio da nadadeira peitoral, como no caso do peixe-voador, e com o aumento da superfície das membranas, nos demais casos. Assim, tal como as pessoas que praticam pára-quedismo ou voo livre, eles não são capazes de alçar voo ou de se sustentar por mais tempo no ar através do voo ativo. Assim, eles se atiram de superfícies mais elevadas e planam para locais mais baixos, sendo, por isso, considerados planadores.

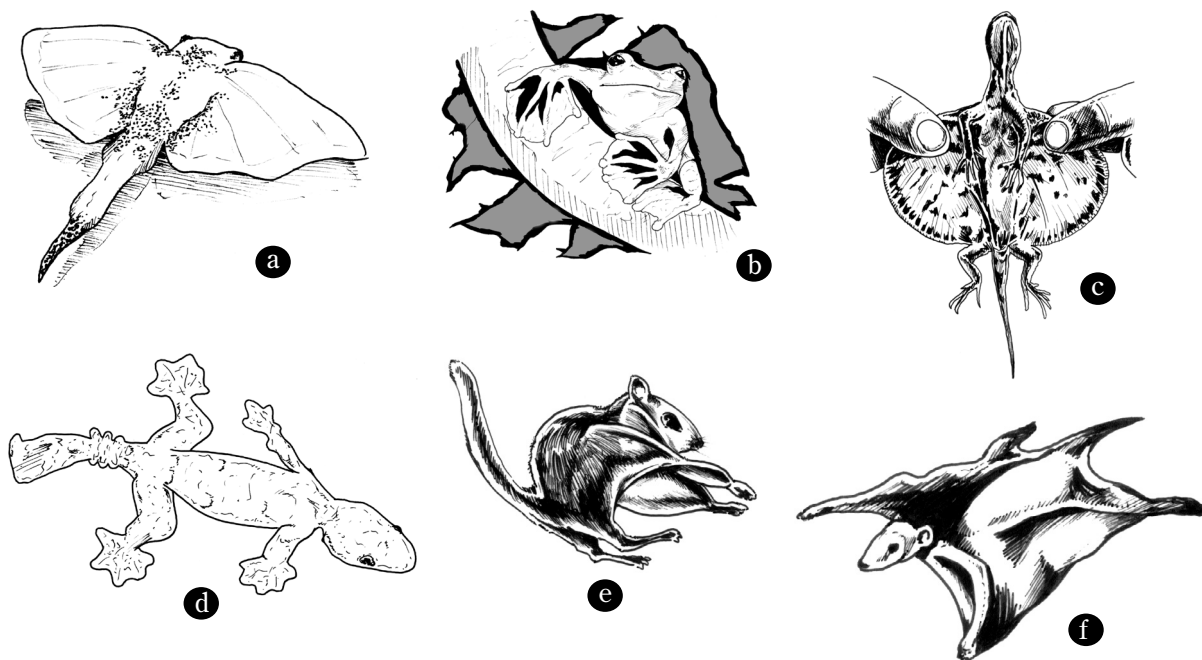


Figura 23.18: Animais planadores e suas membranas: (a) peixe-voador; (b) anfíbio; (c) draco-voador; (d) gecko-voador; (e) esquilo-voador (Hickman *et al.*, 1993); (f) colugo.

O voo ativo se desenvolveu independentemente pelo menos quatro vezes no reino animal: nos insetos, nos pterossauros (lagartos voadores extintos), nas aves e nos mamíferos (morcegos). Você pode perceber isso através da análise de suas asas (**Figura 23.19**). A maioria dos insetos voadores, denominados **Pterygota**, possui dois pares de asas. Elas correspondem a lâminas cuticulares, finas, flexíveis e leves, que são reforçadas por estruturas esclerosadas, denominadas **nervuras** ou **veias**. Como você percebeu, embora as asas dos tetrápodes correspondam aos membros anteriores, elas apresentam uma constituição própria em cada grupo, demonstrando claramente que houve convergência.

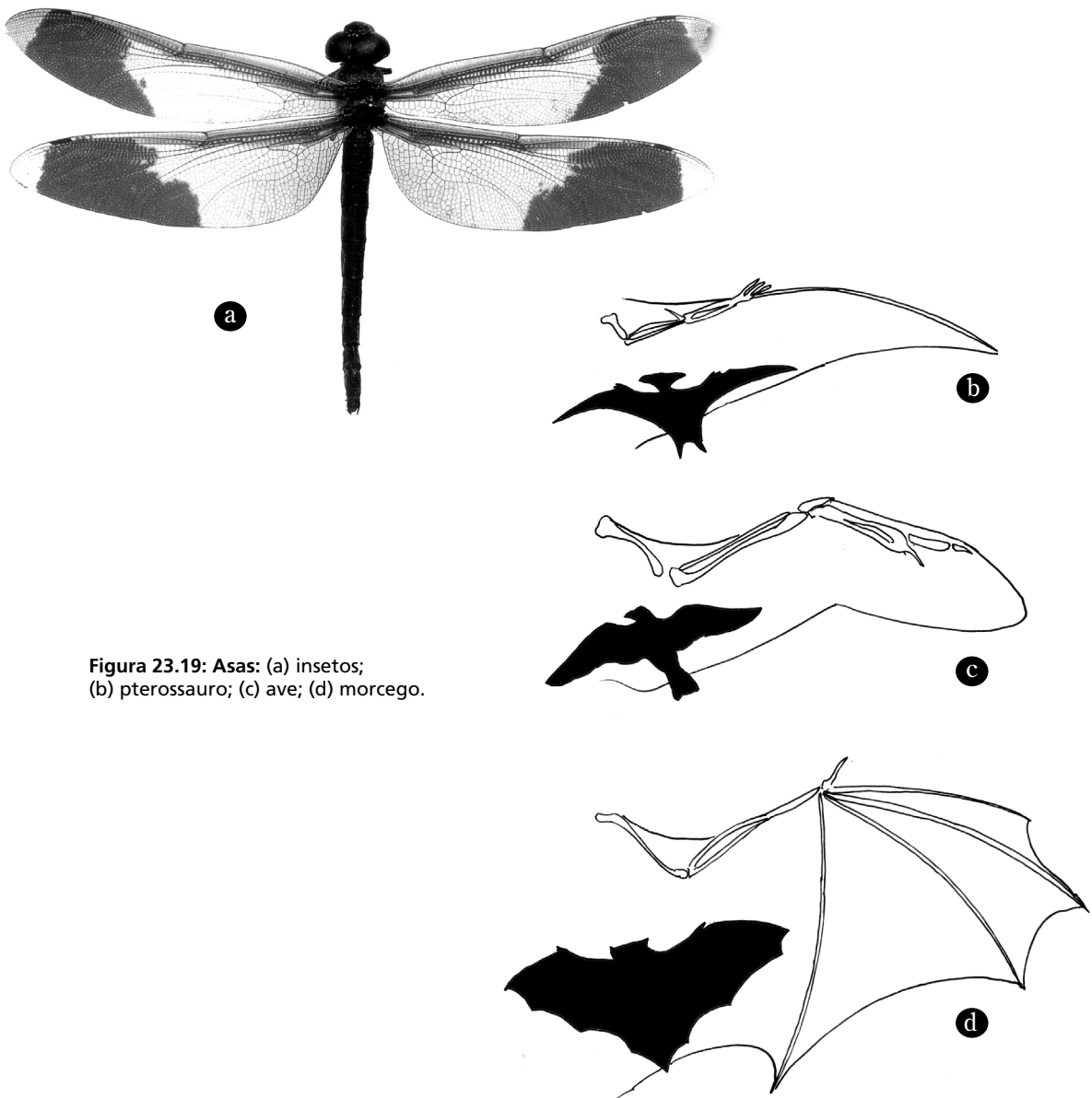


Figura 23.19: Asas: (a) insetos; (b) pterossauro; (c) ave; (d) morcego.

Os animais voadores variam em tamanho: cerca de menos de 1mm, em algumas moscas; mais de 10kg, nas aves maiores. O vôo é proporcionado pelas suas asas, que funcionam como aerofólios, e tem dois componentes:

- uma força de ascensão (empuxo) equivalente ao peso do animal;
- uma força para a frente (impulsão) maior ou equivalente ao arrasto sofrido por ele.

Imagine agora o funcionamento de um aerofólio simetricamente aerodinâmico que corta o ar, empurra-o tanto para cima quanto para baixo, diminuindo a pressão nas superfícies ventral e dorsal (**Figura 23.20.a**), não gerando força de ascensão. Contudo, se mudarmos a configuração da superfície do aerofólio ou seu ângulo de ataque, geramos tal força. No entanto, quando a superfície dorsal da asa é convexa e a ventral é côncava, o ar é deslocado em maior quantidade e mais rapidamente sobre a superfície ventral (**Figura 23.20.b**). Isso leva a pressão reduzida sobre a asa gerar uma força de ascensão. Logo, se a borda de ataque a região anterior da asa é inclinada para cima, até um ângulo de cerca de 15° , gera-se uma força de ascensão maior (**Figura 23.20.c**).

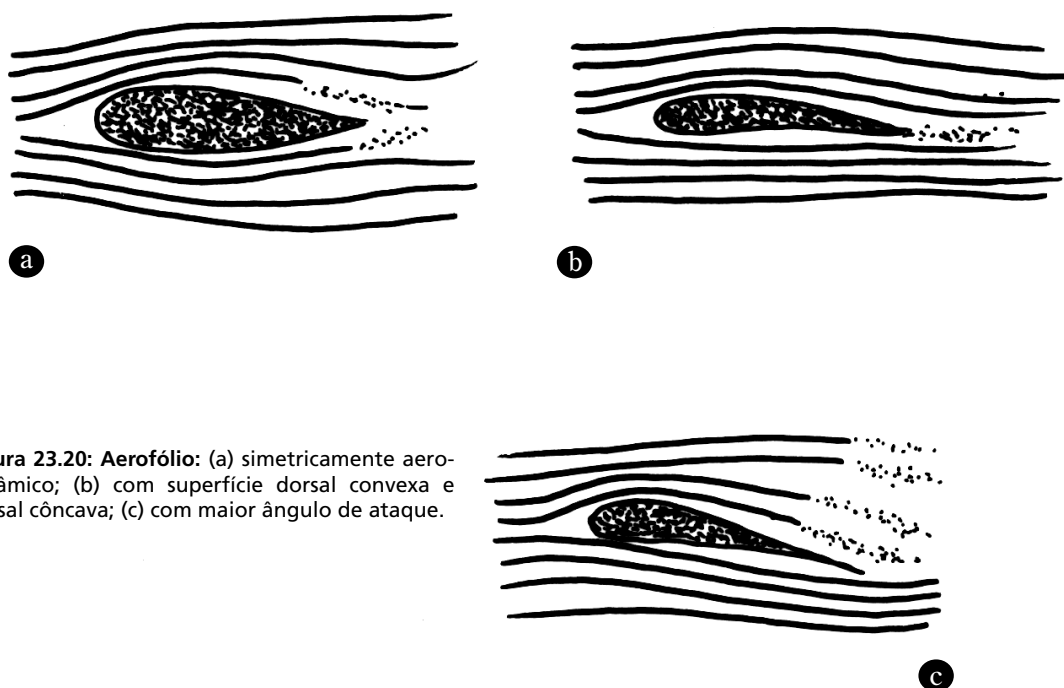


Figura 23.20: Aerofólio: (a) simetricamente aerodinâmico; (b) com superfície dorsal convexa e dorsal côncava; (c) com maior ângulo de ataque.

RÊMIGES

Penas das asas.

Durante o batimento das asas das aves, a propulsão é gerada especialmente nas pontas (**RÊMIGES** primárias) e a força de ascensão é gerada na parte interna (**rêmiges** secundárias), as quais são mantidas quase estacionárias (**Figura 23.21.a**). Deste modo, a asa interna age como se a ave estivesse planando e gera a maior força de ascensão, que se opõe à força da gravidade (**Figura 23.21.b**). A inclinação da asa externa, durante a batida para baixo, produz a força resultante que é dirigida para a frente (**Figura 23.21.c**).

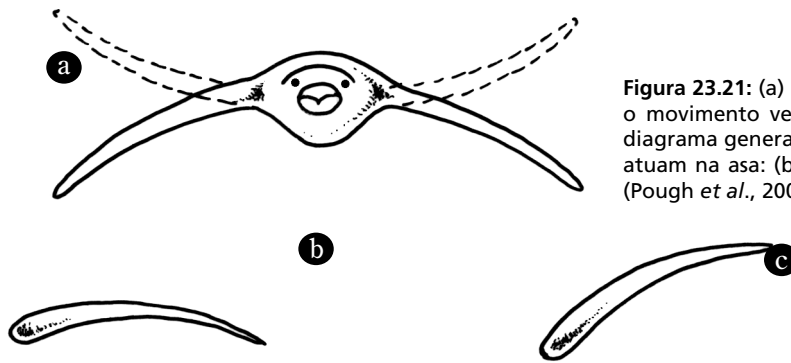


Figura 23.21: (a) Diagrama mostrando o movimento vertical da asa; (b e c) diagrama generalizado das forças que atuam na asa: (b) interna, (c) externa (Pough *et al.*, 2003).

Em aves pequenas, a principal força para o voo é promovida pela ação direta do músculo **grande peitoral**. Na batida para baixo, a propulsão é maior do que o arrasto, acelerando o voo; e, na batida de retorno (batida para cima), pouca ou nenhuma propulsão é gerada. Dessa forma, essas aves sofrem uma desaceleração durante a batida de recuperação. As aves maiores têm o músculo **supracoracóideo**, responsável pelo batimento das asas para cima, relativamente maior do que o das aves menores e, nelas, tanto a batida para baixo quanto a para cima geram propulsão. Os músculos de voo (**Figura 23.22**) correspondem a 10% da massa corporal de uma coruja e de 25 a 30%, nos beija-flores.

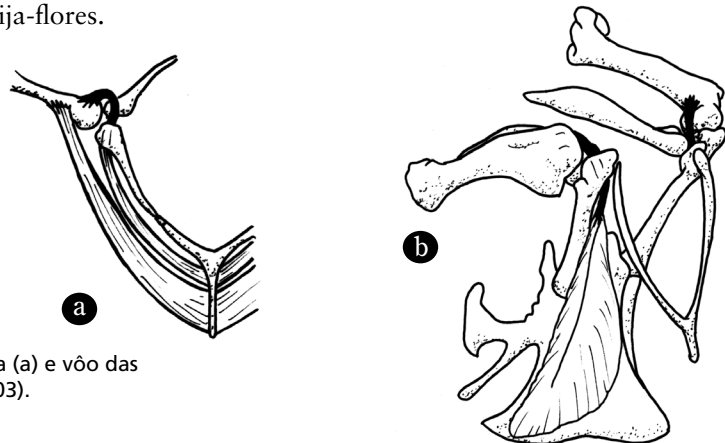


Figura 23.22: Musculatura (a) e voo das aves (b) (Pough *et al.*, 2003).

No que tange aos pterossauros, sua capacidade de vôo ainda é debatida. Eles apresentam uma série de convergências com as aves, tais como: ossos longos e ocos, reduzindo o peso com pouca perda de resistência; esterno bem desenvolvido, no qual se inserem os músculos do vôo, apesar de não apresentar quilha; olhos grandes; o cerebelo está relacionado ao equilíbrio e à coordenação dos movimentos, mais do que outras partes do encéfalo.

A movimentação das asas dos insetos é efetuada pela ação dos músculos indiretos do vôo e pela elasticidade de seu exoesqueleto. Esses músculos não estão acoplados às asas, mas sim às paredes do tórax e, quando se contraem, causam deformações das placas torácicas (Figura 23.23). Agora, quando os músculos dorso-ventrais são contraídos, as placas dorsal e ventral se aproximam, promovendo a ascensão das asas. A contração dos músculos longitudinais torna curva a placa dorsal, causando o movimento descendente.

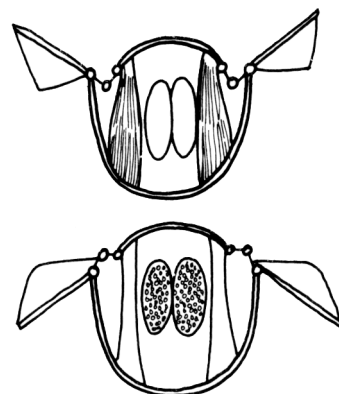


Figura 23.23: Musculatura indireta do vôo de inseto (Barnes *et al.*, 1995).

O movimento das asas dos insetos produz um fluxo de ar em estado de não equilíbrio dinâmico, denominado **vórtice**. Durante o vôo, o inseto é sustentado e lançado à frente devido à força de reação resultante dos anéis de vórtice irradiados para baixo (Figura 23.24.a). O mecanismo de formação de vórtice (Figura 23.24.b) inicia-se com as asas mantidas juntas. Assim, o afastamento delas faz com que o ar circule ao redor das suas bordas e a aceleração da massa de ar circulante induz empuxo; nesse momento, o inseto perde contato com o substrato. Quando a asa atinge a posição mais baixa, o ar circulante é espalhado formando um anel de vórtice.

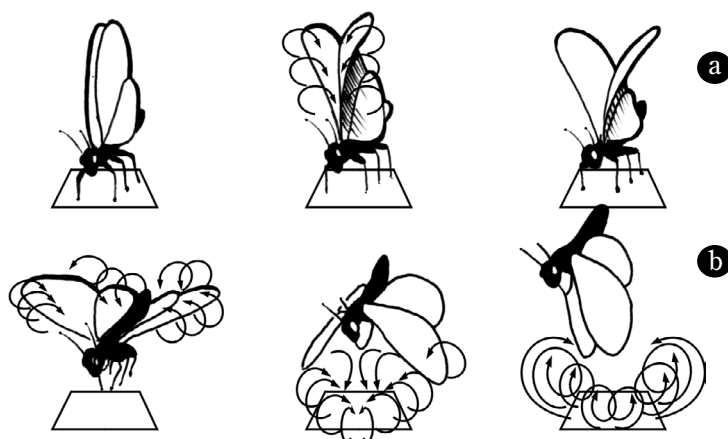


Figura 23.24: (a) Vôo em insetos; (b) mecanismo batida/afastamento para a formação de vórtice (modificado de Barnes *et al.*, 1995).

RESUMO

A locomoção utilizando esqueletos rígidos se baseia no mesmo princípio do antagonismo muscular visto nos esqueletos moles. Os esqueletos rígidos podem ser externos ou internos, sendo que os internos permitem aos animais adquirir um maior tamanho em ambientes aéreos, quando comparados àqueles com esqueleto externo devido à densidade do ar. As principais formas de locomoção com esqueletos rígidos são a natação, o rastejamento, a marcha, o salto e o voo.

A natação pode ser feita ou por apêndices natatórios ou por movimentos sinusoidais do corpo. O rastejamento, típico de serpentes, pode ocorrer em ondas retrógradas que correm ao longo do corpo ou por movimentos sinusoidais, semelhantes ao que acontece com os esqueletos hidráulicos. O surgimento da marcha está associado a uma fusão de segmentos e à redução no número de apêndices na maioria dos casos. A marcha surgiu como uma derivação da natação por apêndices, onde estes são geralmente em menor número, mais afilados e alongados. Para a evolução da marcha, houve um grande aumento na complexidade muscular envolvendo sistemas de alavanca, permitindo uma grande variedade de movimentos.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

1. Compare o rastejamento por peristaltismo das serpentes com o das minhocas. No que se assemelham e no que se diferenciam?

Compare o rastejamento dos poliquetos com o dos parapódios, como Nereis, com a marcha dos jacarés. No que se assemelham e no que se diferenciam?

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, apresentaremos as principais estratégias de captura de alimento utilizadas pelos animais.

Mecanismos de captura de alimento

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer as principais formas utilizadas pelos animais para obterem seu alimento.
- Comparar as estratégias de captura de alimento entre diferentes grupos de animais.

Pré-requisito

Aula 20:
Diversidade animal

INTRODUÇÃO

Vamos, na aula de hoje, mostrar as estratégias de alimentação utilizadas pelos animais, destacando que os mecanismos de captura de alimento desenvolvem-se em função do alimento.

Para que haja a realização de qualquer função vital em um animal é necessário o suprimento constante de energia. Esta energia provém da degradação, ou oxidação (veja nota no box a seguir), de matéria orgânica, onde moléculas orgânicas mais complexas são reduzidas a moléculas menores com a liberação de energia para os animais. As moléculas orgânicas podem ser armazenadas nas células ou em tecidos animais, entretanto, o estoque desse material energético tem de ser constantemente renovado. A renovação se dá pelo processo de obtenção de alimento, onde os animais procuram capturar a maior quantidade de energia possível com o menor custo energético. A equação é muito lógica, pelo menos na natureza; ninguém pode gastar mais energia para obter alimento do que este poderá fornecer depois. O alimento capturado não apenas fornece energia, mas também material para o crescimento do animal e produção de gametas para a reprodução, outro processo vital para a manutenção da espécie ao longo do tempo.



O processo de degradação da matéria orgânica por **oxidação** é denominado **respiração celular**. Todas as células vivas do animal precisam realizar este processo, sendo portanto uma atividade vital. O processo de produção de energia também pode ser efetuado através da **fermentação celular**, sem que haja oxidação, porém não tão eficiente em termos de produção de energia.

Na captura de alimento, diferentes mecanismos são utilizados em função do tipo a ser ingerido. Animais que se alimentam de outros animais que se movem são denominados **predadores** e vão necessitar de uma boa capacidade de locomoção e de estruturas para prender e matar suas presas. Já os animais que se alimentam de partículas pequenas ou de vegetais não precisam ter uma grande capacidade de locomoção e suas estruturas também se diferenciam para apreender o alimento. Desta forma, o mecanismo de captura de alimento influencia na morfologia animal, o que pode ser observado naqueles que ou mostram estratégias semelhantes em tal processo, apresentando muitas vezes convergências em suas morfologias.

O mecanismo de captura depende, portanto, primariamente do tipo de alimento: se é grande ou pequeno, qual a sua constituição química, se é móvel ou sésil e assim por diante. Esse mecanismo também pode variar muito em função do ambiente no qual os animais vivem, pois ambientes aquáticos e aéreos apresentam alimentos em potencial diferenciados.

Por exemplo, a fotossíntese no ambiente aéreo é efetuada pelas plantas que, em geral, são relativamente grandes e para se sustentar no ambiente aéreo utilizam-se de estruturas poderosas na forma de moléculas de celulose e **LIGNINA**. No ambiente aquático, a fotossíntese é efetuada, na sua maior parte, por microalgas, muitas vezes unicelulares. Elas, além de serem pequenas, ficam em suspensão na água e são formas simples sem esqueletos complexos. Dessa forma, um animal marinho que se alimenta de microalgas apresenta mecanismos muito distintos do animal aéreo que se alimenta de plantas.

Devido a isso, abordaremos as formas de captura de alimento, separadamente, conforme os dois tipos principais de ambientes.

LIGNINA

Substância que se deposita nas paredes das células vegetais conferindo a estas notável rigidez. É o que dá rigidez à madeira.

MECANISMOS DE CAPTURA DE ALIMENTO

Tradicionalmente, os livros didáticos utilizam uma classificação de mecanismos de captura baseada principalmente no hábito alimentar dos vertebrados. Desta forma, é comum classificar os animais em: **herbívoros**, **carnívoros**, **onívoros**, **detritívoros**, **saprófagos** e **necrófagos**. Esta classificação tradicional, entretanto, não pode ser aplicada a todos os animais, especialmente àqueles do ambiente aquático, onde o mecanismo de captura de um animal que se alimenta de algas é muito diferente do mecanismo de uma vaca que come capim, apesar de ambos se alimentarem de vegetais.

Apesar de não ser um consenso na literatura, utilizaremos uma classificação mais abrangente baseada na forma de captura de tal alimento, e não na sua constituição química. Pode-se, com isso, englobar todos os animais, independente do ambiente em que vivem. No sistema classificatório que adotamos, os animais são denominados **MACRÓFAGOS** OU **MICRÓFAGOS**, conforme a relação entre o tamanho do animal e o tamanho do alimento.

MACRO = grande +
fagos = comer;

MICRO = pequeno.
Portanto essa é uma
classificação relativa,
que se baseia em
comer alimentos
grandes ou alimentos
pequenos.

Carnívoros, herbívoros e onívoros vocês devem conhecer. O que pode parecer estranho é:

Detritívoros

Detrito + *voro* (do latim) = devorar, engolir;

Saprófagos

Do grego *saprós* = podre, estragado + *phagós* = comer.

Termo utilizado para definir animais que se alimentam de restos mortos em início de decomposição. O termo necrofagia, por sua vez, é utilizado para definir animais que se alimentam de cadáveres (como al-

gumas larvas de moscas). Entretanto, aqui o termo saprofagia será utilizado como sinônimo de necrofagia. Os dois conceitos geralmente se confundem já que a necrofagia é parte da saprofagia.

Necrófagos

Do grego *nekrophágos*.

Vamos, adiante, falar mais sobre eles e seus processos alimentares.

Predadores

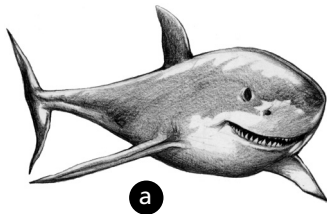
Os predadores são animais cujo alimento em potencial apresenta alguma mobilidade. Alguns têm estruturas especiais para capturar e matar suas presas; outros, que se alimentam de presas menores e de pouca mobilidade, já não requerem tal aparato. Em geral, são animais com sistema sensorial muito desenvolvido para perceber e localizar presas. Desta forma, os predadores também podem ser divididos em grupos, conforme o mecanismo de predação utilizado.



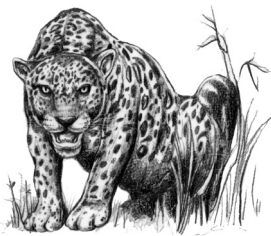
Alguns autores denominam esta categoria também de caçadores, mas, como veremos, outros tipos de predação também se assemelham à caça por armadilhas, daí preferirmos o termo **perseguidores**. A palavra **raptorial** é derivada da palavra **raptor**, que é aquele que toma suas vítimas com violência.

Predadores raptoriais ou perseguidores

Os predadores raptoriais ou perseguidores são aqueles animais que perseguem e matam suas presas, sendo, portanto, caracterizados pela grande mobilidade e por apresentarem estruturas especiais para isso. Eles sempre fazem o papel de vilões no cinema (*A sombra e a escuridão*; *Tubarão* etc.) (Figura 24.1). Um exemplo clássico é o dos tubarões que nadam com grande eficiência e apresentam uma mandíbula poderosa com dentes substituíveis para destroçar suas presas. No ambiente aéreo, o equivalente seria uma onça-pintada ou um tigre com sua incrível velocidade (até 300 km/h) e dentes e garras poderosos. Algumas aves, como o gavião, por exemplo, são típicos raptoriais. Mesmo entre os animais não vertebrados, a predação é comum, inclusive no caso de polvos com seus bicos córneos e no de poliquetas marinhos como o hábil *Nereis* e suas poderosas mandíbulas; no meio aéreo, temos as aranhas papa-moscas.



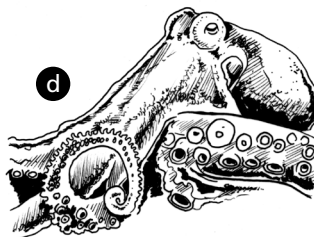
a



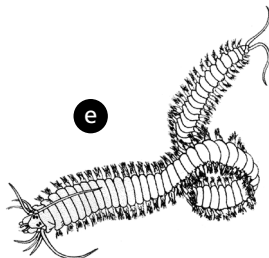
b



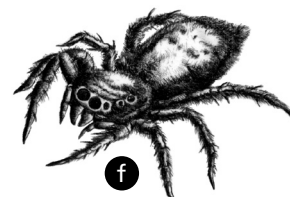
c



d



e



f

Figura 24.1: Predadores perseguidores (raptoriais): (a) tubarão (*Carcharodon* sp.); (b) onça-pintada (*Panthera onca*); (c) gavião (*Harpia harpyia*); (d) polvo (*Octopus* sp.); (e) poliqueta (*Nereis* sp.); (f) aranha papa-mosca (*Salticidae*).

Predadores tocaieiros

São aqueles predadores que, embora apresentem certas características comuns com os perseguidores, não correm atrás da presa. Podem se esconder, construir armadilhas para capturar sua presa, ou simplesmente se mantêm imóveis até que ela chegue próximo o suficiente para a captura. Este último hábito se assemelha muito aos perseguidores, diferindo pelo fato de o animal não gastar energia o tempo todo, mas apenas no momento do ataque final.

Entre os não vertebrados aquáticos, temos os caranguejos que constroem tocas e as tamburutacas (crustáceos marinhos) que vivem entocadas, mantendo para fora da toca apenas seus apêndices sensoriais, atacando a presa apenas quando esta se aproxima da toca. Na água doce temos os pitus, que se escondem sob pedras, e as baratas d'água, que ficam à espreita na vegetação. No ambiente aéreo, se destacam as aranhas que constroem teias (armadilhas) para capturar a presa ou as que ficam praticamente imóveis, até que uma presa se aproxime a uma distância razoável, como na aranha-armadeira; e os louva-a-deus com suas patas raptorais em posição de espera.

Em vertebrados, podemos ver este hábito ao observar uma lagartixa em uma parede, pois ao se manter imóvel, ela praticamente se disfarça de parede, já que suas presas, os insetos, não têm uma resolução de visão muito boa, embora percebam movimentos quase sutis muito bem. A lagartixa totalmente imóvel não é percebida, até que dê seu bote com a aproximação do inseto. Este também é o hábito dos sapos e pererecas. Os jacarés ao ficarem submersos, apenas com os olhos para fora, também usam tal mecanismo, dando o famoso bote de surpresa. As serpentes estão freqüentemente imóveis ou rastejando vagarosamente (ver Aula 22), camuflando-se com o ambiente e dando o bote apenas quando se encontram em posição segura, matando sua presa por envenenamento (em alguns casos) e engolindo-a por inteiro.

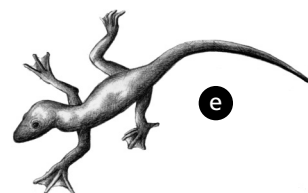
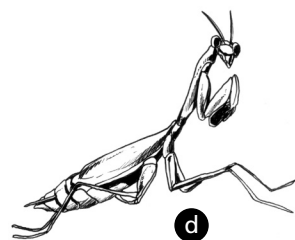
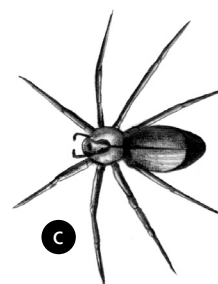
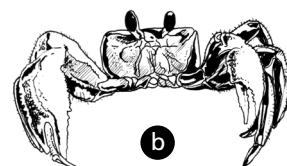


Figura 24.2: Predadores tocaieiros: (a) tamburutaca (Hoplocarida) (Barnes, 1990); (b) caranguejo-fantasma (*Ocipodes quadrata*); (c) aranha (Araneae); (d) louva-a-deus (*Mantis sp.*); (e) lagartixa (Geconidae); (f) serpente (*Crotalus sp.*).

CONUS

Algumas espécies do Indo-Pacífico como *Conus textile* e *Conus geographus*, são responsáveis por diversos acidentes com seres humanos. Foram relatadas mortes de pessoas em até 4 horas após a inoculação do veneno e a mortalidade chega a 25% dos acidentes relatados. No Brasil, embora existam diversas espécies do gênero, não há relatos de acidentes com humanos.

Predadores oportunistas

Este tipo de predador difere muito das duas outras categorias apresentadas acima. Geralmente, são animais sésseis ou de pouca mobilidade cujas presas são capturadas ao entrarem em contato direto com eles. É o caso de muitos cnidários, como as caravelas e as anêmonas. Nelas, a presa é atingida quando entra em contato com os tentáculos providos de estruturas venenosas. O mesmo acontece com alguns moluscos, como os mortais gastrópodes do gênero **CONUS**, com seu poderoso veneno neurotóxico que pode matar até peixes maiores. São animais de conchas muito bonitas e apresentam um arpão que só é arremessado quando a presa praticamente encosta neles.

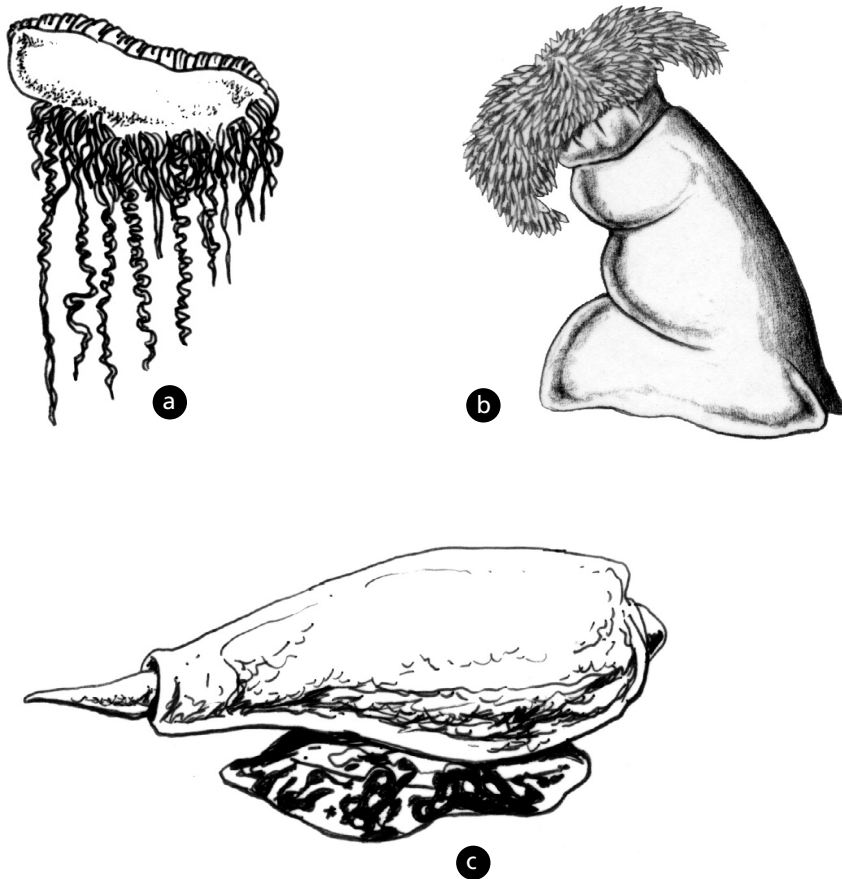


Figura 24.3: Predadores oportunistas: (a) caravela-portuguesa; (b) anêmona-do-mar; (c) gastrópode.

Predadores rastreadores

São predadores muito diferenciados, pois não precisam se locomover com muita rapidez nem ter estruturas poderosas para matar a presa, pois ela é pequena e de pouca mobilidade. No ambiente marinho, podem ser considerados rastreadores os peixes de fundo como corvinas, as pescadas e as raias, que se alimentam de pequenos invertebrados móveis do sedimento. Não precisam usar o máximo de seu potencial de locomoção quando se alimentam; locomovem-se apenas para mudança de ambiente e estratégia de fuga. No ambiente aéreo, um hábito semelhante ocorre nos tamanduás, que lentamente se movimentam e procuram formigas que são sugadas por sua boca comprida e afilada.

Este hábito é bem comum em aves como garça e patos, que rastreiam em lagos e lagoas e comem pequenos animais aquáticos.

Este tipo de predação é uma espécie de transição entre a predação e a pastagem.

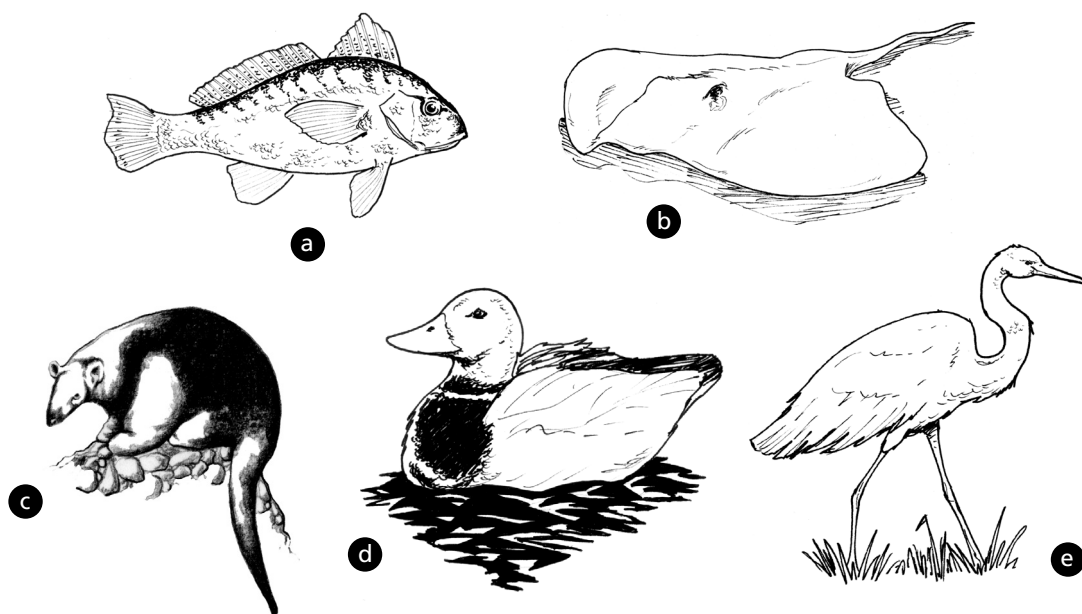


Figura 24.4: Predadores rastreadores: (a) corvina (*Micropogonias* sp.); (b) raia (*Rajidae*); (c) tamanduá-mirim (*Tamandua tetradactyla*); (d) pato-real (*Anas platyrhynchos*); (e) garça (*Egretta* sp.).

Pastadores



Embora alguns se locomovam muito bem, sua locomoção rápida não é uma estratégia alimentar e sim de fuga para não serem predados. Por exemplo, vacas e cavalos correm muito bem (é só assistir a uma corrida de cavalos ou a um rodeio), mas você nunca vai ver nenhum deles correndo pelo pasto atrás do capim.



Não é por acaso que boa parte das substâncias utilizadas na indústria farmacêutica são provenientes de plantas. Recentemente, muitas substâncias também têm sido extraídas de animais marinhos, principalmente aqueles sésseis desprovidos de proteção física como esponjas e ascídeas.

Os pastadores são aqueles animais que se alimentam de organismos sésseis. No ambiente aéreo, eles são normalmente conhecidos como herbívoros, pois comem plantas. Já no ambiente aquático, principalmente no marinho, os animais sésseis são tão comuns quanto as plantas, como é o caso das esponjas, corais, mexilhões, ascídeas, cracas e muitos outros. A variedade de mecanismos de pastagem está associada à grande diversidade de tamanho, estrutura química e presença de esqueletos entre os organismos sésseis. Os animais que se alimentam de organismos sésseis não precisam de uma boa mobilidade para buscá-los.

No ambiente marinho, por exemplo, muitos gastrópodes que vivem em costões rochosos são pastadores consumindo algas, outros moluscos ou mesmo esponjas. As estrelas-do-mar, muitas vezes denominadas predadoras, se nutrem de mexilhões, abrindo suas conchas e sugando seu corpo mole. Os ouriços-do-mar são considerados um dos poucos pastadores herbívoros do ambiente marinho, por se alimentarem de algas grandes. Peixes que comem corais, esponjas ou mesmo algas também são considerados pastadores.

No ambiente aéreo, a diversidade de estratégias é muito grande, devido à variação do tamanho relativo do animal e do alimento. As plantas terrestres têm, em geral, tecidos de sustentação de difícil digestão. Os animais grandes comem apenas as folhas e flores, apresentando um complexo aparato digestivo para digeri-las, como veremos na próxima aula. Girafas, vacas e uma grande variedade de mamíferos são típicos pastadores. Alguns animais pequenos, como os percevejos e cigarras, se especializaram em perfurar o tecido vegetal e sugar seus líquidos internos.

Tanto os organismos sésseis aéreos quanto os marinhos desenvolveram estratégias de proteção para não serem comidos. O surgimento de estruturas físicas de proteção, como os esqueletos de alguns animais marinhos sésseis, ou as poderosas paredes de celulose das plantas do ambiente aéreo favoreceram esses organismos. Além disso, o surgimento de uma série de substâncias químicas, tóxicas ou repugnantes evitou ao máximo os ataques. Isto levou a um mecanismo de coevolução, isto é, pastadores e alimentos evoluem conjuntamente, onde uma nova condição que surge em um deles seleciona novas condições que aparecem no outro.

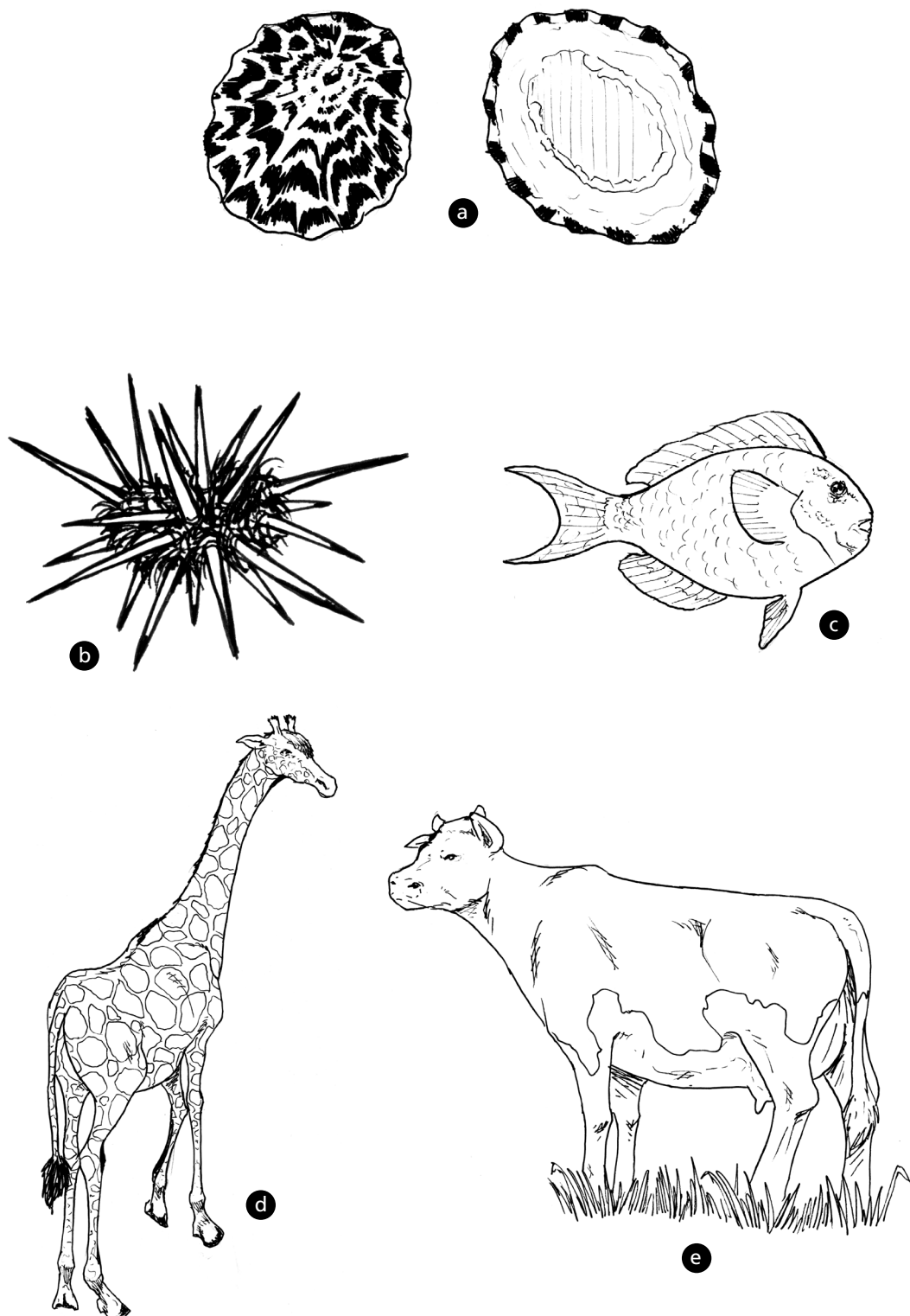


Figura 24.5: Pastadores: (a) gastrópode (*Colisella* sp.); (b) ouriço-do-mar (*Echinometra* sp.); (c) budião (*Bodianus* sp.); (d) girafa (*Giraffa camelopardalis*); (e) vaca (*Bos taurus*).



Muitos animais domesticados mudam seu hábito alimentar; os gatos (predadores raptorais na natureza) e as galinhas (predadores rastreadores na natureza) se alimentam em cativeiro de alimento morto, na forma de ração.

Onívoros

É muito comum você encontrar animais que comem de várias formas ou que variem seu hábito alimentar quando o recurso é restrito. No ambiente aquático, por exemplo, alguns caranguejos são predadores, mas não dispensam um alimento morto (peixe, molusco etc.) que seja jogado na praia, por exemplo. O hábito onívoro também é muito difundido no ambiente aéreo, como no caso dos seres humanos que se alimentam tanto de vegetais como de animais.

Saprófagos

A saprofagia é comum também nos dois ambientes. Muitos animais de ambientes de praia, por exemplo, são especializados em se alimentar de restos mortos de outros animais jogados no local. O mesmo acontece no fundo do mar, onde um animal morto pode servir de alimento. Na praia, as pulgas-da-praia (crustáceos anfípodes) e o caranguejo-fantasma são dois típicos saprófagos. No ambiente aéreo, os urubus e as hienas são os saprófagos mais conhecidos, mas outros animais também apresentam tal hábito.

Parasitas

O hábito parasitário é um dos que apresenta maior convergência dentro dos animais; muitos grupos distintos apresentam formas parasitas externas (os **ectoparasitas**) ou internas (**endoparasitas**). Tal hábito requer uma série de modificações na morfologia desses animais, fazendo com que muitas vezes sejam muito distintos de outros membros de seu táxon. Acredita-se que o hábito parasita é uma especialização da predação, com uma diferença: na predação, o predador come a presa por inteiro ou em grande parte e é geralmente maior que ela; no parasitismo, a “presa” é muito maior que o “predador”. Pode-se supor que a evolução foi no sentido de o animal sugar ou se alimentar de tecidos da presa, podendo se tornar menor, ao invés de comer parte da presa.

O parasitismo é muito comum em alguns grupos como os platelmintos (por exemplo: as solitárias) e os asquelmintos (por exemplo: as lombrigas). Entretanto, diversos grupos, cuja maioria dos representantes tem o hábito de vida livre, também apresentam formas parasitas como os anelídeos (sanguessugas), os crustáceos (alguns isópodes e cracas), insetos (larvas de algumas vespas e de algumas moscas) e aracnídeos (carrapato e sarna).

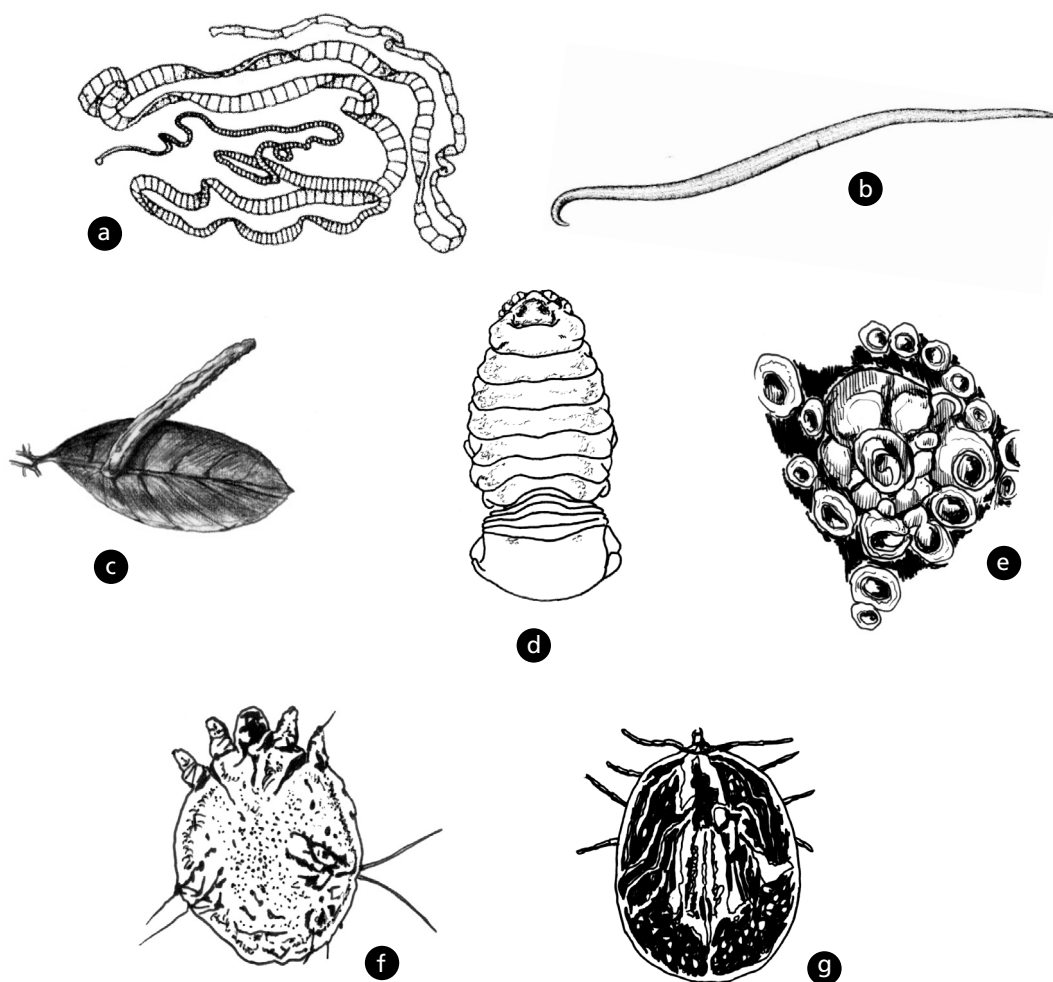


Figura 24.6: Endoparasitas e exoparasitas: (a) solitária (*Taenia sp.*); (b) lombriga (*Ascaris sp.*); (c) sanguessuga (*Hirudo sp.*); (d) isópodes (*Ceratothoa sp.*); (e) craca (Cirripedia); (f) sarna (*Sarcoptes sp.*); (g) carrapato (Carrapatae).

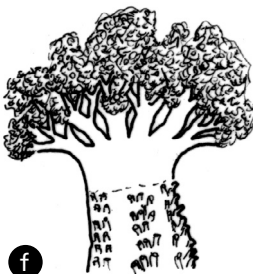
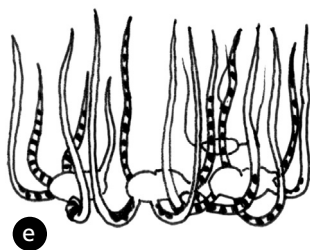
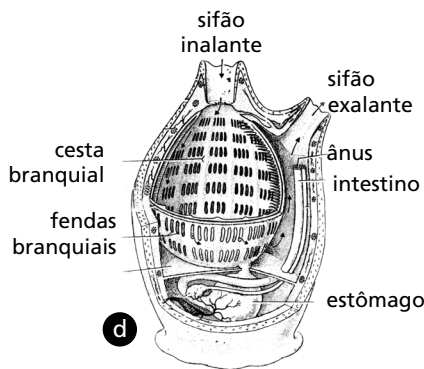
Microfagia

A microfagia consiste no consumo de recursos alimentares de tamanho muito pequeno. Desta forma, o custo energético para obtê-los deve ser baixo pois, por serem alimentos pequenos e dispersos, vão fornecer pouca energia. Os micrófagos ou são muito lentos, sésseis, ou apresentam mecanismos de economia de energia na procura do alimento.

Suspensívoros

A obtenção de alimento suspenso no meio é exclusiva do ambiente aquático, onde a coluna de água é habitada por uma série de organismos minúsculos, mas abundantes, como microalgas, protistas, pequenos metazoários, bactérias ou mesmo detritos suspensos. De forma geral, estes animais se aproveitam dos movimentos da água para trazer o alimento para eles. Alguns livros didáticos denominam tais animais **filtradores**, entretanto, muitos suspensívoros obtêm o alimento sem que haja qualquer mecanismo de filtração.

O hábito suspensívoro é muito comum em diversos grupos de metazoários. Alguns suspensívoros utilizam técnicas de filtração por **cerdas**, como tatuís e cracas (crustáceos), cujos apêndices cheios de cerdas filtram a água do mar em movimento, capturando o alimento em suspensão. A filtração **mucociliar** ocorre quando o animal apresenta uma grande ciliação em seus apêndices alimentares e secretam um muco para grudar o alimento coletado e carregá-lo para a boca. Este é o caso de muitos poliquetos sabelídeos, briozoários, bivalves (mexilhões), ascídeas, ofiuróides e holotúrias. Nos poliquetas sabelídeos, briozoários e ofiuróides, os tentáculos estão expostos para fora do corpo, semelhante aos crustáceos. Nos moluscos bivalves e ascídeas, o aparato filtrador é interno ao corpo, com o animal sugando a água por sífons (Figura 24.7).



Alguns autores consideram que as aranhas que constroem teias são suspensívoros aéreos, entretanto, como vimos, este é um caso de um predador tocaiero e não de um suspensívoro.

Figura 24.7: Filtração muco-ciliar: (a) poliqueta (*Annelida*); (b) bryozoa; (c) mexilhão (*Mollusca*); (d) ascídea (*Chordata*) (Storer & Usinger, 1979); (e) ofiuróide (*Echinodermata*); (f) pepino-do-mar (*Echinodermata*).

Outra estratégia de filtração ocorre através de **redes mucosas**, onde o alimento suspenso na água do mar fica aprisionado pela rede enquanto a água passa livremente. É comum nos poliquetos do gênero *Chaetopterus*, em urocordados planctônicos e em algumas larvas de tricópteros (insetos de água doce).

As formas que não obtêm material em suspensão através da filtração o fazem através de **tentáculos** ou **pés tubulares**, como corais e crinóides (lírios-do-mar) ou pela secreção de uma **armadilha de muco**, externa ao corpo, onde o alimento em suspensão fica aprisionado quando entra em contato com o muco, sem que haja filtração. Este método é empregado por moluscos como os gastrópodes **VERMETÍDEOS** e **pterópodes**.

VERMETÍDEOS

Moluscos gastrópodes que constroem agregados de tubos calcários alongados, semelhantes a vermes.

PTERÓPODES

Um dos raros grupos de gastrópodes planctônicos providos de uma concha muito fina e leve para permitir a flutuação. O muco da armadilha mucosa também funciona como uma espécie de bóia, facilitando também a flutuação.

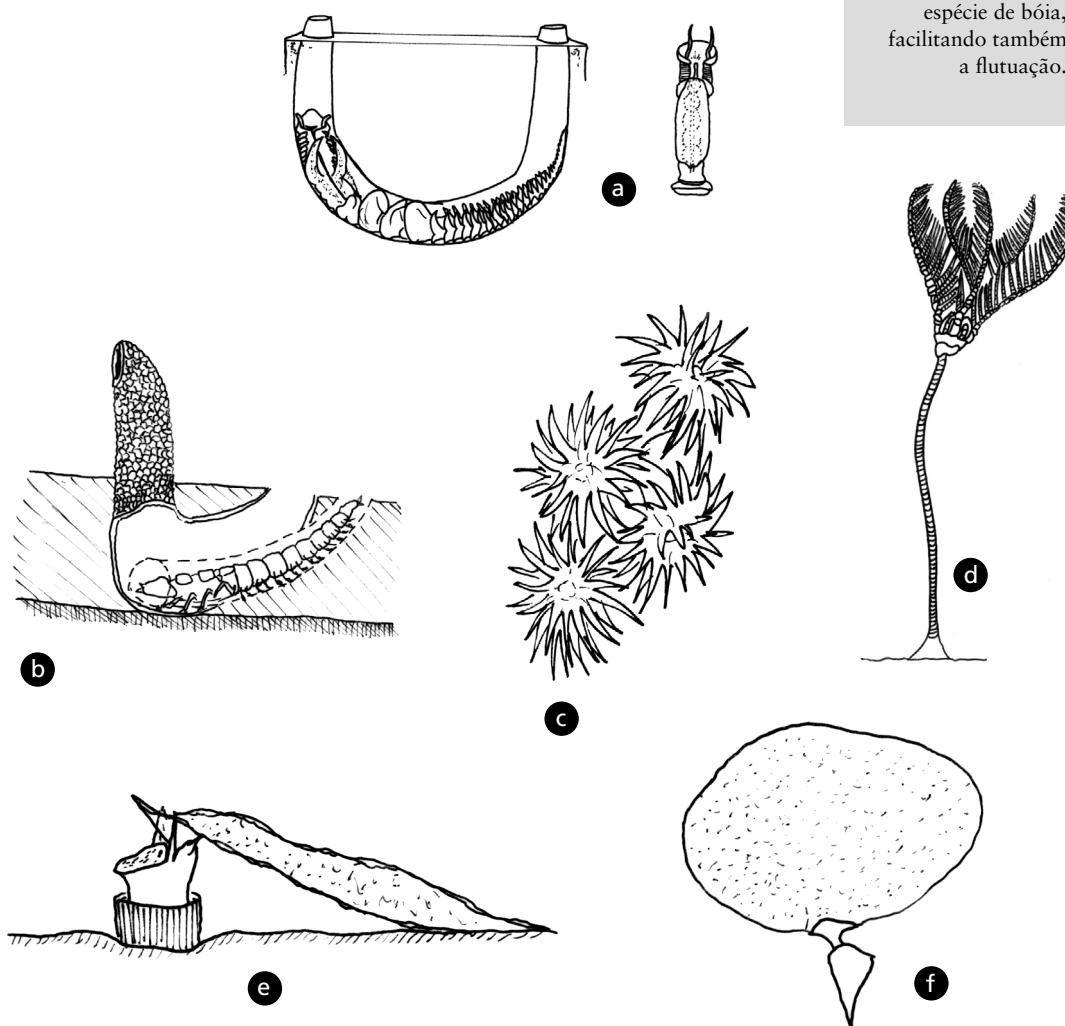
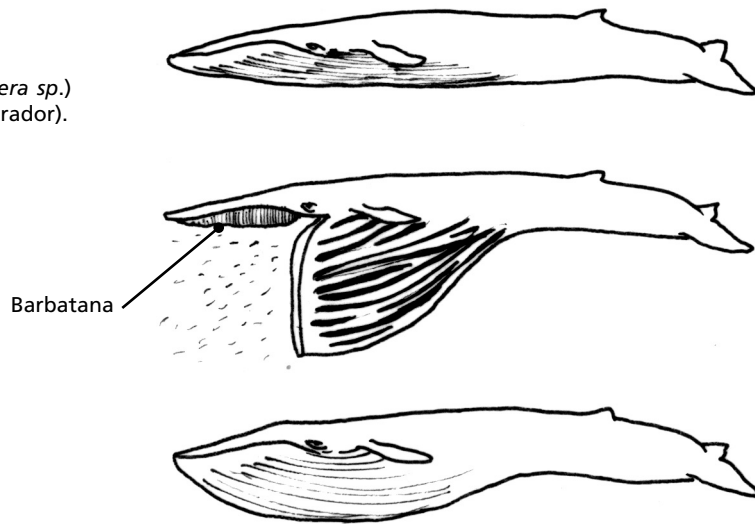


Figura 24.8: Alimentação suspensívora: rede mucosa (a-b): a) poliqueta (*Chaetopterus* sp.), b) tricóptera (*Macroneura* sp.). Tentáculos ou pés tubulares (c-d): c) coral (*Cnidaria*), d) lírio-do-mar (*Echinodermata*). Armadilha de muco (e-f): e) molusco vermetídeo (*Petalconchus* sp.), f) molusco pterópodo.

Quase todos os métodos citados neste item envolvem organismo de baixa mobilidade ou sésseis com o alimento indo até eles. Entretanto o hábito suspensívoro ocorre também em animais grandes de excelente e rápida mobilidade, como alguns peixes filtradores e algumas baleias, como as baleias jubartes (**Figura 24.9**), comuns na costa brasileira. Para eles, o corpo é tão grande que a água é pouco viscosa (lembre-se do número de Reynolds - Aula 21). Assim, uma vez iniciado o movimento, ele se mantém por inércia com um baixo gasto de energia. Por serem grandes, podem cobrir uma maior área alimentar enquanto nadam, concentrando uma boa quantidade de alimento, principalmente animais do plâncton marinho.

Figura 24.9: Baleia (*Megaptera sp.*) e suas barbatanas (órgão filtrador).



Muitos livros utilizam a denominação detritívoros em vez de depositívoros. Entretanto, os animais que se alimentam no fundo aquático, não necessariamente digerem detritos, mas muitas vezes a fauna e flora associada a estes. A classificação dos animais aquáticos em filtradores ou detritívoros é conceitualmente errada, porque utiliza critérios diferentes. A denominação filtrador é baseada no método de captura e a detritívoro no tipo de alimento. Deve ser lembrado que muitas vezes o animal filtrador está se alimentando de detritos que estão em suspensão. A classificação correta, portanto, é suspensívoro e depositívoro, pois se baseia em um único critério, no qual o animal se alimenta na coluna d'água ou no sedimento, respectivamente.

Depositívoros

Os **depositívoros** são aqueles animais que capturam alimento depositado no substrato marinho, de lagos e de rios, no ambiente aquático; na terra, no ambiente aéreo. Geralmente, os depositívoros estão constantemente se alimentando, pois o seu alimento está misturado com as partículas não orgânicas do sedimento. Em alguns casos, a porcentagem de alimento presente nos solos ou nos sedimentos é menor que 2%. O animal só aproveita uma ínfima parcela do queingere. Além disso, o alimento depositado muitas vezes constitui-se, principalmente no ambiente aquático, de restos de organismo já parcialmente digeridos na coluna d'água. A evolução do hábito depositívoro se deu no sentido de uma maior eficiência digestiva, um menor gasto energético e na alimentação praticamente contínua.

Os depositívoros podem, eventualmente, selecionar as partículas orgânicas antes de engolir, sendo denominados **depositívoros seletivos** (Figura 24.10). Nesta categoria se enquadram, no meio aquático, alguns moluscos escafópodes, moluscos bivalves, pepinos-do-mar, anelídeos poliquetas e diversos grupos de insetos aquáticos (rios e lagos). São formas que geralmente habitam a superfície do sedimento e, portanto, concentram sua alimentação onde a parte orgânica é mais abundante. No meio aéreo, uma grande variedade de pequenos animais se alimenta de partículas orgânicas da superfície do solo, principalmente nas **SERRAPILHEIRAS**. Essa fauna é representada principalmente por artrópodes como insetos (alguns besouros), crustáceos (tatuinho-de-jardim), aracnídeos (ácaros) e miriápodes (gongolos).

SERRAPILHEIRA

Camada orgânica dos solos caracterizada pelo acúmulo de detritos de origem vegetal, principalmente folhas de árvores.

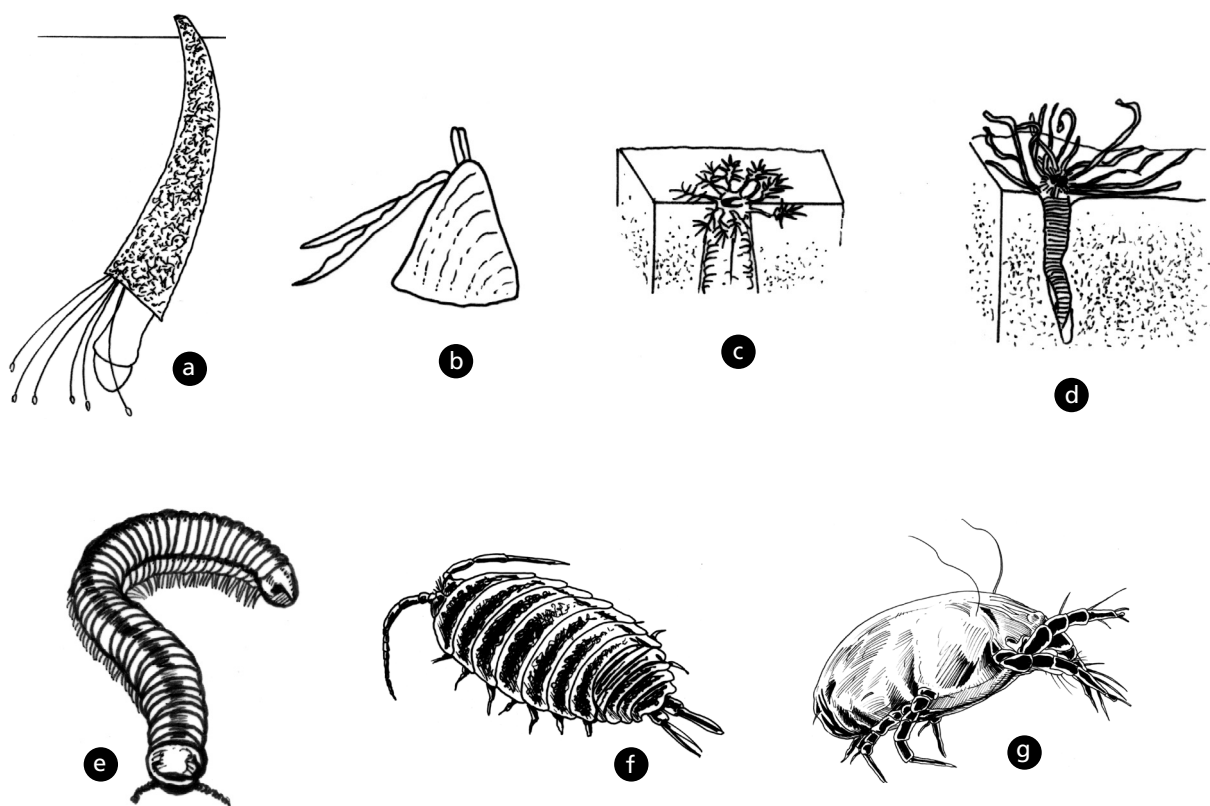


Figura 24.10: Depositívoros seletivos: (a) escafópode (*Mollusca*); (b) bivalve (*Donax sp.*); (c) pepino-do-mar (*Echinodermata*); (d) poliqueta (*Loimia sp.*); (e) Gongolo (*Myriapoda*); (f) tatuinho-de-jardim (*Crustacea*); (g) ácaro (*Acar*).

Os depositívoros não seletivos (Figura 24.11) são aqueles que apresentam o “hábito de minhoca” se alimentando constantemente do sedimento e digerindo o material orgânico associado, como detritos e microorganismos. Nesse caso, o animal se mantém em constante movimento para capturar o máximo de sedimento possível por unidade de tempo. No meio aquático, são representados principalmente por alguns poliquetas, no mar, e oligoquetas e insetos aquáticos em rios e lagos. No ambiente terrestre, o exemplo clássico é o da minhoca (oligoqueta), que constantemente está retrabalhando o solo.

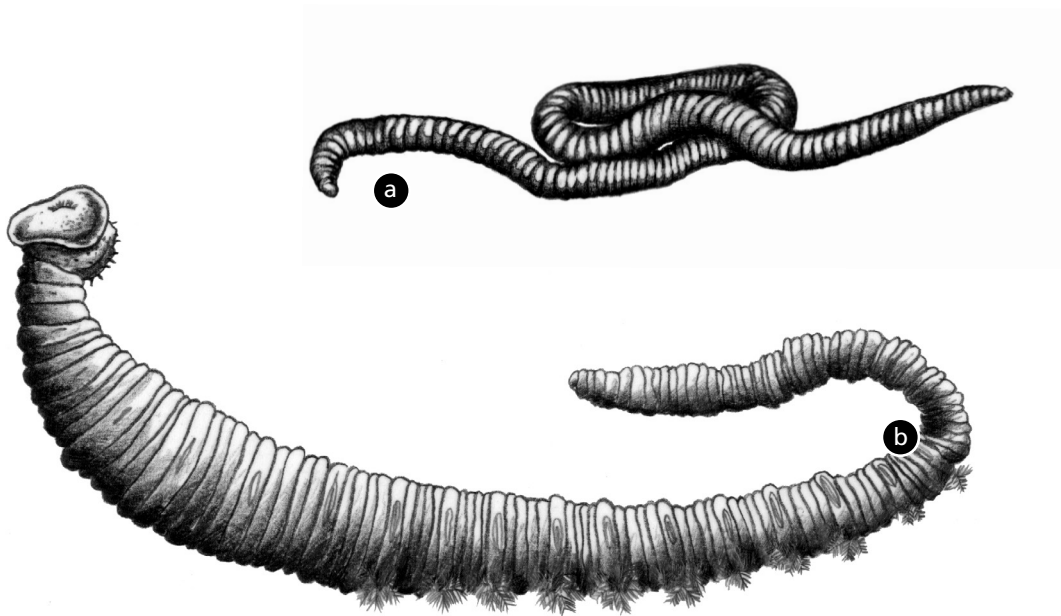


Figura 24.11: Depositívoros não seletivos: (a) minhoca (*Pontoscolex sp.*); (b) poliqueta (*Arenicola sp.*).

SIMBIOSE

A simbiose é uma forma de captura de alimento diferenciada, onde um animal utiliza recursos obtidos por outro organismo, geralmente autótrofo, para obter todo ou boa parte de seus recursos alimentares. Muitos animais têm, além da simbiose, outro hábito alimentar para completar sua demanda de alimentos. No meio aquático, é bem conhecida a simbiose entre microalgas, denominadas **zooxantelas**, e corais (cnidários) construtores de recifes. Embora o coral possa se alimentar através de seus tentáculos tubulares, boa parte de seu recurso energético provém da fotossíntese das zooxantelas, que crescem dentro do corpo do coral e liberam resíduos utilizados na alimentação.

Alguns moluscos, como os nudibrânquios, também podem ter simbiose, mas neste caso bem curioso, o animal se alimenta de algas, digere-as mas mantém seus cloroplastos (organela responsável pela fotossíntese) funcionando por até dois meses. Ou seja, o animal “rouba” a fábrica de energia das algas e a utiliza para completar seu suprimento alimentar.

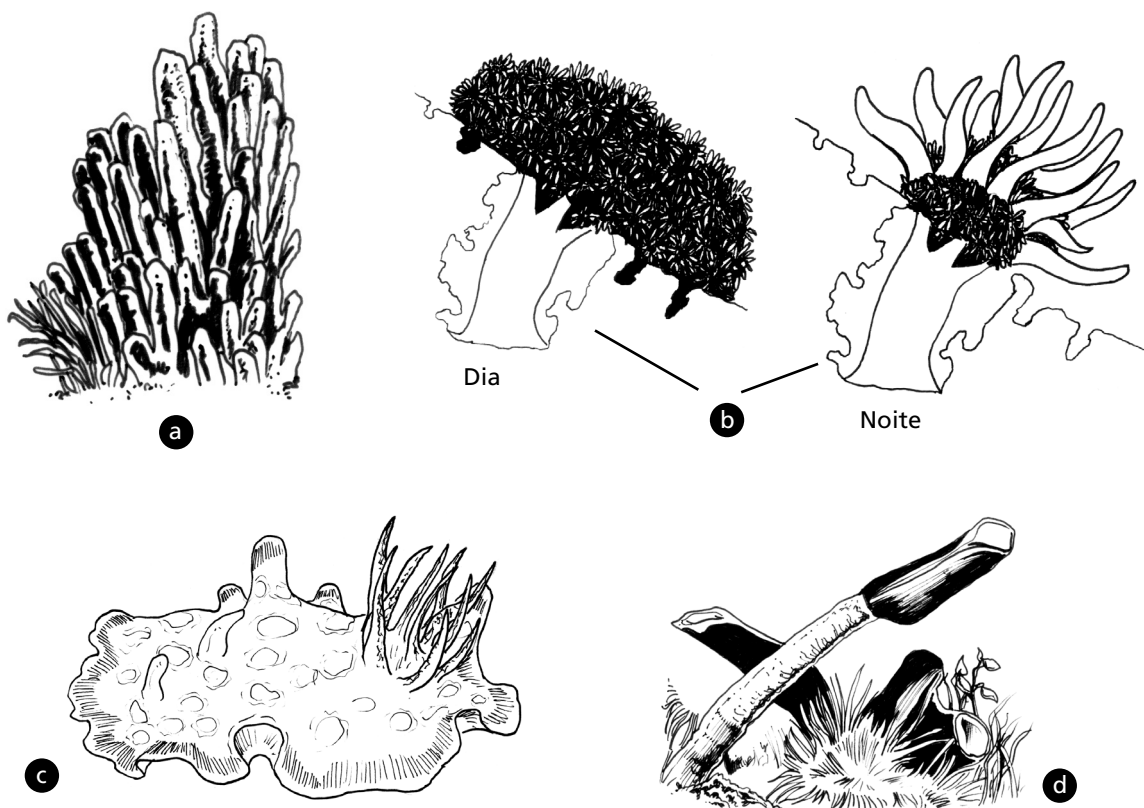


Figura 24.12: Simbiose: (a) coral; (b) anêmonas-do-mar; (c) nudibrânquio (*Mollusca*); (d) pogonóforo.

Em grandes profundezas marinhas também são comuns relações simbióticas. Estas foram descobertas recentemente (menos de 30 anos). Ocorrem nas denominadas **Fontes Hidrotermais** ou **Oásis das Profundezas** (ver disciplina Diversidade dos Seres Vivos). Nelas, pequenos chaminés expõem água em altíssimas temperaturas e carregadas de substâncias reduzidas (**Figura. 24.13**). As substâncias quando oxidadas pela água do mar adjacente, liberam energia. Muitas bactérias produzem sua energia dessa forma, num processo de produção que denominamos quimiossíntese. Um grupo especial de anelídeos, antes denominado **pogonóforo**, se destaca por obter seu alimento através da simbiose com bactérias quimiossintetizantes.



Pogonóforos – foi um dos últimos “filos” descritos no reino animal (século XX). São animais muito longos e afilados (semelhantes a fios de cabelo) que se caracterizam pela completa ausência de um tubo digestivo, absorvendo material orgânico diretamente da água do mar. Com a descoberta das fontes hidrotermais, foram encontrados pogonóforos gigantes de grande diâmetro (alguns centímetros), mas também desprovidos de tubo digestivo. Muitos autores criaram um novo filo para estas novas formas e o denominaram **Vestimentifera**. Entretanto, estudos morfológicos e moleculares recentes têm demonstrado que os pogonóforos e vestimentíferos são na realidade anelídeos, provavelmente poliquetos que apresentam redução do tubo digestivo devido ao hábito de vida. Não por acaso, o primeiro pesquisador que descreveu um pogonóforo identificou-o como um poliqueto. O velho sábio tinha razão.



Figura 24.13: Fonte hidrotermal.

RESUMO

O processo de captura de alimento é vital para os metazoários, pois é através da oxidação do alimento capturado que é produzida energia e novos materiais são incorporados. Diversas classificações são utilizadas, considerando o tipo e o tamanho do alimento e sua forma de captura. Aqui, utilizamos uma classificação abrangente baseada nas estratégias de captura utilizadas pelos diversos metazoários. Elas variam, primeiro, quanto ao tamanho do alimento. A macrofagia ocorre quando o tamanho relativo do alimento é grande. Nesse caso, os animais são classificados em: predadores, pastadores, onívoros, saprófagos e parasitas. Os predadores podem ser ainda subdivididos em raptorais ou perseguidores, rastreadores, tocaieros ou oportunistas. Os pastadores, que se alimentam de organismos sésseis, são geralmente herbívoros no ambiente aéreo, mas podem se alimentar de outros animais no ambiente aquático. A microfagia é o hábito daqueles animais que se alimentam de partículas pequenas, vivas ou mortas, protistas, vegetais ou mesmo animais. São classificados em suspensívoros e depositívoros, conforme o local e a estratégia utilizada para se alimentar. Uma outra forma complementar de absorção de alimento se dá pela simbiose entre animais e produtores, como ocorre em corais com zooxantelas (protistas) fotossintetizantes e animais de fontes hidrotermais, como pogonóforos em simbiose com bactérias quimiossintetizantes.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

Por que não existe um consenso, entre os especialistas, quanto à forma de classificar os métodos de captura de alimento?

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula falaremos sobre o tubo digestivo e o processo de digestão mostrando como eles variam nos diferentes grupos animais, conforme o tipo ou a estratégia de alimentação utilizada.

Digestão

AULA 25

objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Entender as principais formas de digestão dos metazoários.
- Comparar estas estratégias entre os diversos grupos de metazoários.

Pré-requisito

Aula 24 – Mecanismos de captura de alimento

INTRODUÇÃO

Assim como existem diferentes mecanismos de captura de alimento, apresentados na aula anterior, há uma grande variedade de alimento entre os animais. Eles variam quanto ao tamanho, constituição química e facilidade ou não de digestão.

A alimentação por microfagia parece ser a mais primitiva no reino animal, uma vez que as partículas pequenas poderiam ser facilmente digeridas por apresentarem uma relação área/volume muito alta. Além disso, o tamanho das partículas permite que elas sejam engolfadas pelas células, no processo de fagocitose, processo este que já estava bem estabelecido nos protistas heterótrofos. Este tipo de processo é o que denominamos digestão intracelular, pois ocorre dentro das células que revestem o epitélio do tubo digestivo.

O surgimento da macrofagia está associado à necessidade de obtenção de energia em grandes quantidades, compensando o custo energético para procurá-las. Ou seja, ao invés de se alimentar de partículas pequenas e de fácil digestão, os animais macrófagos passaram a capturar energia agregada na forma de organismos maiores. Essa forma de alimentação, entretanto, necessitou de um maior desenvolvimento do aparelho digestivo, uma vez que requer não apenas a quebra mecânica das partículas grandes mas, também, uma digestão das moléculas grandes em moléculas menores. Este processo só foi possível com o surgimento da digestão extracelular, que pode ocorrer paralelamente à intracelular.

Antes de discutir os dois tipos de digestão, vejamos como foi a evolução do tubo digestivo dos metazoários.

TUBO DIGESTIVO

Em esponjas, não se pode falar na existência de um tubo digestivo. Seu nível de organização, do ponto de vista alimentar, não difere muito dos protistas. A água passa por seus canais e leva o alimento diretamente para as células digestivas, onde ocorre a digestão intracelular.

O primeiro tipo de tubo digestivo surge, pelo processo de gastrulação (ver Módulo 2), com os cnidários (**Figura 25.1.a**) e é denominado cavidade gastrovascular. Ela tem uma única abertura e requer que tanto o alimento como os resíduos da digestão entrem e saiam pela mesma abertura. Desta forma, o epitélio da cavidade gastrovascular apresenta células digestivas dispersas. Muitas vezes, elas se encontram em regiões específicas da cavidade, como acontece em alguns antozoários, cuja cavidade é dividida em septos e mesentérios.

Em platelmintes, o tubo digestivo (**Figura 25.1.b**) ainda é em fundo cego (como a cavidade gastrovascular), mas devido à sua bilateralidade, ele se apresenta de forma muito longa e com muitas ramificações, o que facilita o transporte de alimento para cada uma das células.

O surgimento de um tubo digestivo completo com boca e ânus (**Figura 25.1.c**), como ocorre nos pseudocelomados e celomados, envolveu grandes mudanças no processo digestivo. Primeiro, este passa a ter um fluxo unidirecional, fazendo com que alimentos em diferentes estágios de digestão se encontrem em diferentes posições do tubo digestivo. Além disso, tais tubos digestivos podem apresentar uma especialização regional, com partes diferenciadas envolvidas cada uma em um processo, como em uma linha de montagem. A região anterior, por exemplo, seria responsável pela captura, armazenamento e maceração do alimento. Em seguida, viria uma região de transporte, outra de secreção de enzimas digestivas, outra de absorção e, por final, uma região de empacotamento das fezes (restos de alimento não digeridos) na porção posterior.

Este processo de linha de montagem, em um tubo digestivo completo com boca e ânus, envolveu ainda o desenvolvimento de musculaturas associadas ao tubo digestivo para mover o alimento. Desta forma, a digestão se tornou mais eficiente e permitiu um aumento na capacidade metabólica destes animais, otimizando a obtenção de energia de forma rápida e eficiente.

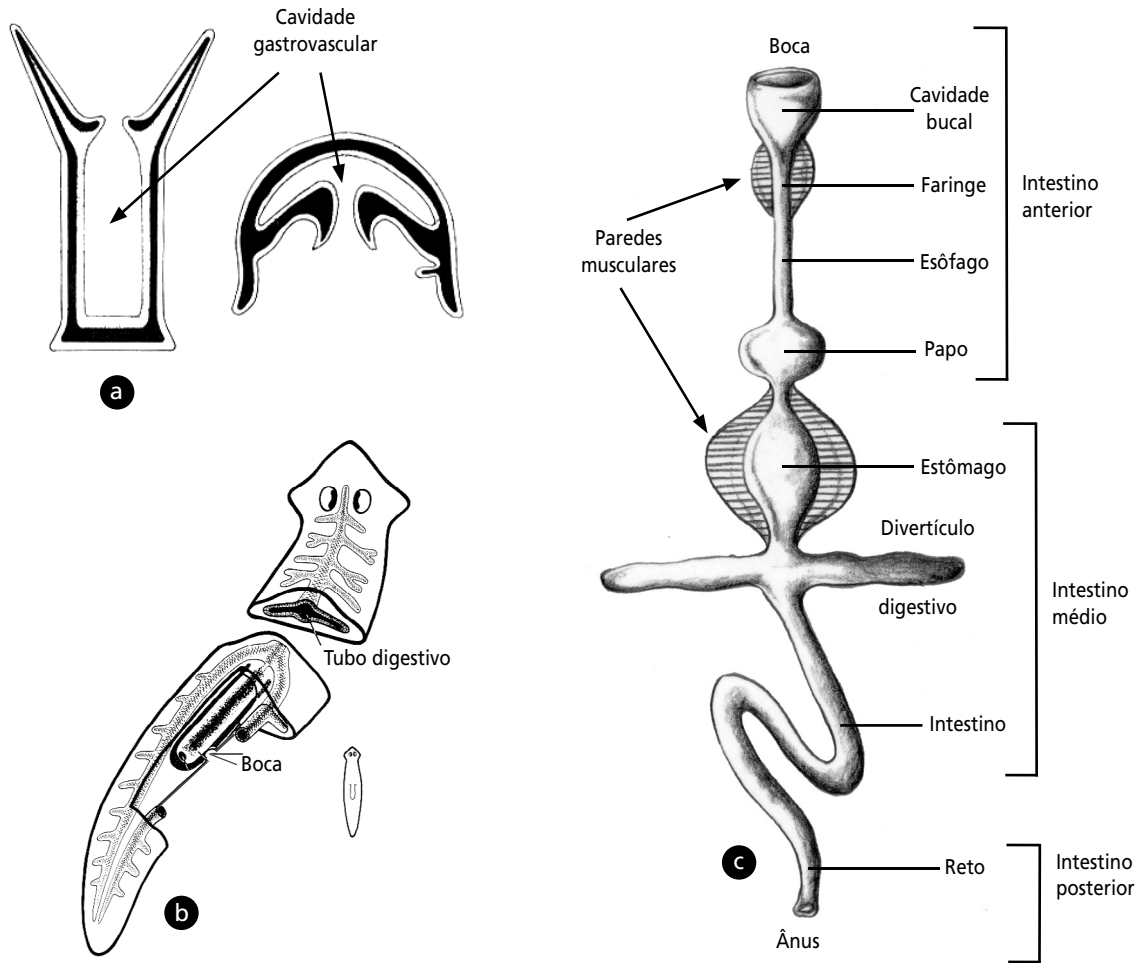


Figura 25.1: Diferentes tubos digestivos: (a) cavidade gastrovascular de cnidário; (b) tubo digestivo em fundo cego de platelminto; (c) tubo digestivo dos demais metazoários com especialização regional.

DIGESTÃO INTRACELULAR

Embora a digestão intracelular seja uma característica plesiomórfica (já ocorria antes do surgimento dos metazoários), ela se manteve em diversos grupos, mesmo em animais mais derivados e com trato digestivo completo. Típica de esponjas, a digestão intracelular é de grande importância nos animais com cavidades digestivas simples, como cnidários e platelmintes, embora estes também apresentem digestão extracelular.

Nos demais grupos, a digestão intracelular se manteve naqueles animais que não obtêm alimento agregado e cujo alimento, de pequeno tamanho, chega ao tubo digestivo sem estar misturado com partículas

inorgânicas. É, portanto, uma característica de animais suspensívoros, como moluscos bivalves e alguns poliquetas, entre os protostômios, e urocordados e cefalocordados, entre os deuterostômios.

Um exemplo do **processo digestivo dos suspensívoros** é a digestão em moluscos bivalves (Figura 25.2.a). Neles, o **alimento filtrado pelas brânquias é carregado por uma correia de muco**. A correia é **puxada por cílios e por um bastão rotatório localizado em uma evaginação do estômago, denominado estilete cristalino**, como em uma esteira de bagagem de aeroporto. A rotação do estilete é promovida pelo batimento coordenado dos cílios de sua cavidade, o saco do estilete. O movimento do bastão, além de puxar o muco que aprisiona as partículas alimentares, atrita seu ápice com o estômago, liberando **amilase** que iniciará a digestão extracelular. O muco se dissolve devido a uma diminuição do pH do meio, o que permite a digestão do muco, liberando as partículas do alimento. As partículas, agora livres e já quebradas em partículas menores, são então engolfadas pelas células do intestino onde ocorre a digestão intracelular.

Este tipo de digestão é muito semelhante ao que ocorre nos briozoários suspensívoros, os quais também apresentam um bastão rotatório, denominado **bastão mucofecal**. Ele difere do dos moluscos bivalves por estar localizado dentro do intestino e não em uma evaginação do estômago (Figura 25.2.b). Como você pode ver, este é um típico caso de convergência, onde animais de grupos muito distintos, mas com o mesmo hábito alimentar, apresentam estratégias digestivas similares.

Este método que mistura digestão intra e extracelular, através de cordões de muco, também ocorre nas ascídeas. Nelas, boa parte do corpo é formada por uma faringe perfurada (Figura 25.2.c). A água que entra pelos sífões da camada externa do corpo atravessa a faringe em forma de saco e coberta por muco. Na região ventral da faringe, uma dobra denominada **endóstilo**, produz o muco o qual é transportado através do batimento ciliar por toda a faringe. Desta forma, o filtro da ascídea está em constante movimento, capturando o alimento e levando-o para a região bucal. O tubo digestivo destes animais apresenta um ceco intestinal e o movimento rotatório de seus cílios faz com que o muco se misture com as enzimas digestivas, numa forma análoga ao que ocorria com o estilete dos moluscos.

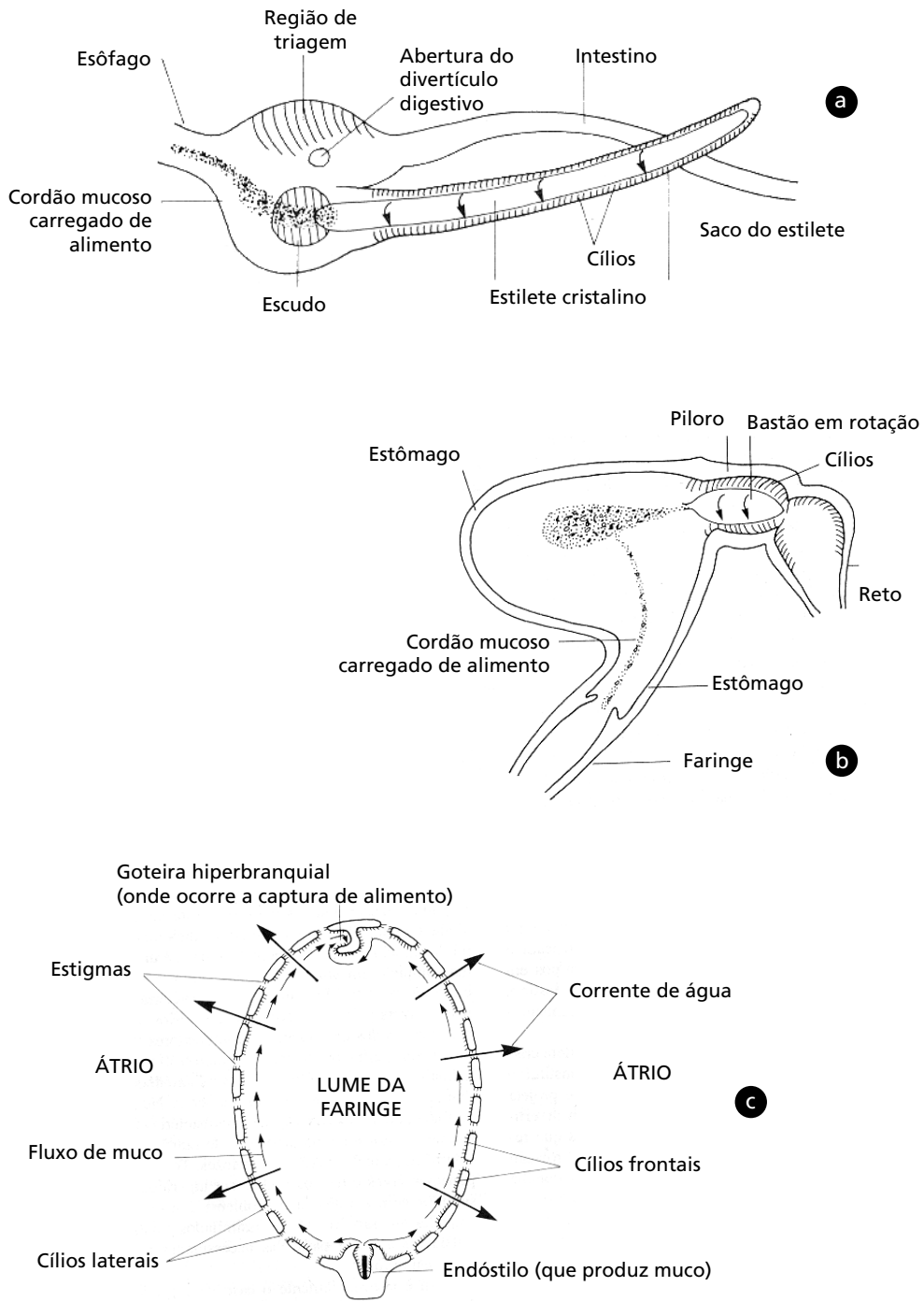


Figura 25.2: Aparelho digestivo. (a) Bivalve; (b) Briozoários; (c) Ascídea.

Como visto, a digestão de suspensívoros com filtração mucoliliar apresenta muitas convergências, como a mistura de digestão extra e intra-celular, a formação de cordões móveis de muco puxados por movimentos rotatórios e a dissolução do muco para liberação de partículas.

DIGESTÃO EXTRACELULAR

A digestão extracelular permitiu que os animais pudessem utilizar uma gama mais variada de tamanhos de alimentos. Por outro lado, esse tipo de digestão requer uma série de modificações no tubo digestivo. Como as partículas alimentares são maiores, é requerida uma digestão mecânica prévia. Também, são necessárias a produção e a secreção de enzimas, como proteases, amilases e lípases no tubo digestivo. A manutenção de condições adequadas dentro do tubo digestivo, como o nível de pH, também é requerida para que as enzimas possam catalisar a digestão da forma mais eficiente possível.

Por consumir tecido animal, os predadores produzem, na digestão, resíduos que podem ser oxidados, para a produção de energia, ou mesmo incorporados, já que a composição estrutural do predador e do alimento é similar. Quando a composição difere muito, algumas modificações no padrão de digestão são necessárias, como veremos a seguir.

Digestão extracelular em depositívoros

Como visto na aula anterior, os depositívoros, em especial os não seletivos, comem uma série de material inorgânico, como sedimento misturado com partículas orgânicas (que representam a menor porção ingerida). Como consequência, diversos animais depositívoros, principalmente os não seletivos, apresentam tubos digestivos longos (enrolados) ou com ramificações na forma de **cecos intestinais** ou **divertículos**. O aumento do tubo digestivo leva a um aumento considerável na área efetiva para digestão, já que a porção orgânica ingerida é relativamente pequena. Você pode observar essa diferença de tamanho, comparando o tubo digestivo de dois animais de mesmas dimensões, mas com hábito alimentar diferente, como um sipúnculo (depositívoros não seletivos) e um equiúro (depositívoro seletivo ou suspensívoro).

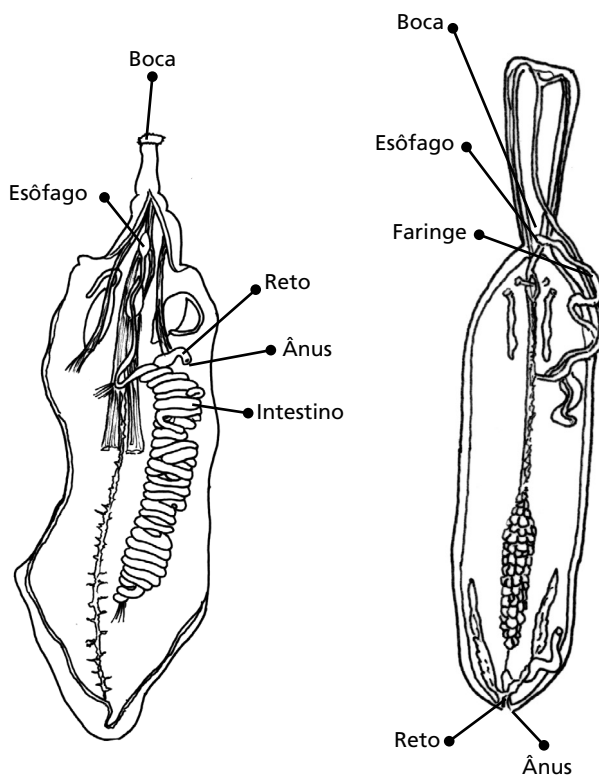


Figura 25.3: Tubo digestivo:
(a) sipúnculo; (b) equiúro.

Além de a fração orgânica dos depositívoros ser relativamente pequena, ela também é composta de materiais de baixo valor nutritivo, como restos já digeridos por outros animais, carapaças de quitina ou fragmentos de celulose. Todas estas substâncias são carboidratos de cadeias muito longas, de difícil digestão e pobres em conteúdo de nitrogênio, um elemento essencial, principalmente quando o alimento vai ser incorporado para o crescimento ou para a produção de gametas.



Embora carboidratos possam fornecer energia, os carboidratos de cadeias longas, ao passarem pelo tubo digestivo, são apenas parcialmente digeridos, fornecendo pouca energia efetiva. É por isso que quem faz regime come muita salada (folhas). Alguns destes carboidratos são compostos de cadeias muito longas de carbono, enquanto os animais apresentam um conteúdo protéico muito alto. Muito carbono não significa muito material para incorporação e crescimento, pois um mínimo de nitrogênio é necessário para construir as moléculas dos aminoácidos que compõem as proteínas. Por exemplo, suponha que você é dono de uma fábrica de carros, e comprou 2 mil pneus por um preço muito baixo, entretanto, você só tem em estoque 100 motores. Por mais pneus que você tenha, sua limitação será o número de motores e você só pode usar 500 pneus. Para construir mais carros e usar todos os pneus, você precisaria adquirir pelo menos mais 300 motores.

Estes animais apresentam um tubo digestivo muito especializado, com regiões para armazenagem e para maceração das partículas maiores. A maceração fragmenta alimento e expõe uma área maior à digestão e à associação com microorganismos para digestão de celulose e enriquecimento de nitrogênio através de sua fixação.

As minhocas são bons exemplos da complexidade digestiva dos animais depositívoros. Apesar de sua aparência externa muito simples, as minhocas, assim como os depositívoros aquáticos, alimentam-se do sedimento continuamente. O alimento passa primeiro por uma cavidade, o papo, onde

é armazenado, sendo depois carregado para a **moela** (veja nota no box a seguir). A moela é uma parte do tubo digestivo extremamente musculosa, onde o alimento é macerado e transformando em fragmentos cada vez menores. Para tanto, são utilizados grãos de areia, que ficam constantemente armazenados na moela para facilitar tal maceração. A musculatura da moela é a musculatura mais poderosa que a minhoca apresenta, mais do que aquela utilizada na locomoção.

Os depositívoros, apesar de todas as especializações, nem sempre conseguem digerir totalmente o alimento, sendo importante na reciclagem e no enriquecimento dos sedimentos onde vivem. Por esta razão, as minhocas têm um papel fundamental no enriquecimento do solo, pois além de



Pastadores que se alimentam de grãos, como o caso das galinhas, também apresentam uma moela para macerar os grãos duros. Com certeza um caso de convergência devido ao tipo de alimento.

aumentarem sua aeração com sua escavação, elas enriquecem o solo com suas fezes, que apresentam alimento já parcialmente digerido, permitindo a liberação de nutrientes para as plantas.

Os depositívoros marinhos também têm um papel importante, pois transformam resíduos de difícil digestão, e que seriam perdidos para o fundo dos oceanos, em biomassa viva. Eles

podem ser consumidos pelos predadores, retornando para as cadeias tróficas marinhas, em um típico caso de reaproveitamento de energia.

Digestão extracelular e simbiose em pastadores herbívoros

Entre os produtos consumidos pelos pastadores herbívoros, destacam-se os carboidratos. Boa parte dos carboidratos está armazenada na forma de amido, e a amilase é uma enzima largamente utilizada pela maioria dos pastadores vertebrados ou não.

Outro produto muito comum nos vegetais, principalmente nos vegetais de ambientes aéreos, é a celulose, um carboidrato composto de cadeias de carbono extremamente longas, como visto no item anterior. Para digeri-lo, os pastadores utilizam uma série de estratégias, incluindo a simbiose com outros organismos que conseguem digerir a celulose e com bactérias que fixam oxigênio.

Digestão extracelular por simbiose; o caso dos protostômios

Entre os protostômios, o consumo de grandes quantidades de celulose é comum em gastrópodes aéreos, em bivalves marinhos que perfuram madeira (os **TEREDINÍDEOS**), em traças e cupins (Figura 25.4).

Nos gastrópodes e bivalves, a digestão da celulose parece ser efetuada por microorganismos simbiotes que vivem em seu trato digestivo, principalmente bactérias. Estudos realizados sobre a ação enzimática em trato digestivo isolado destes animais, não mostrou a capacidade de produção de enzimas capazes de digerir a celulose (celulases). Assim, a simbiose nesses organismos é obrigatória, principalmente no caso dos teredinídeos que vivem perfurando troncos ou outros pedaços de madeira, não tendo outra opção alimentar.

TEREDINÍDEOS

Bivalves marinhos extremamente modificados. Vermiformes apresentam um par de conchas muito pequenas em relação ao resto do corpo. São reconhecidos como verdadeiras pragas por serem capazes de destruir, em pouco tempo, barcos e estruturas de madeira construídas no ambiente marinho.

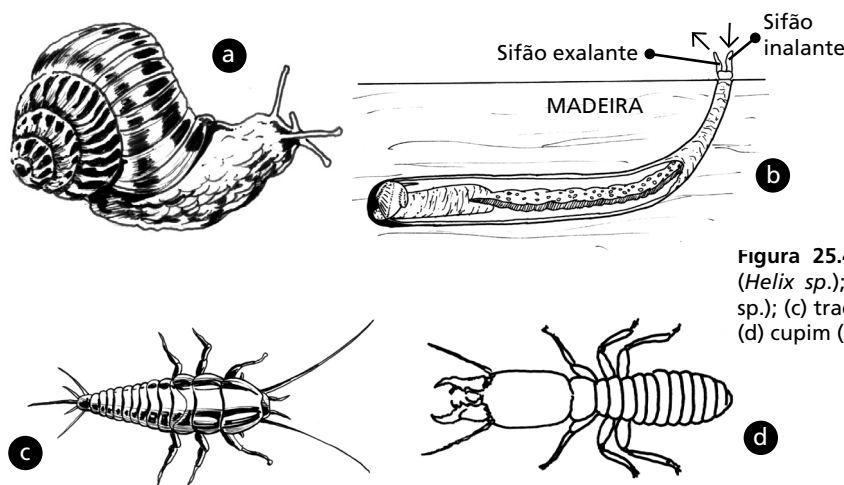


Figura 25.4: (a) Gastrópode aéreo (*Helix* sp.); (b) teredinídeo (*Teredo* sp.); (c) traça-de-papel (*Zygentoma*); (d) cupim (*Isoptera*).

Apesar da fama de grandes destruidores de madeira, os cupins não produzem celulases. Sua digestão é efetuada por pequenos protistas flagelados que vivem em simbiose com eles. O mais conhecido é *Trichomonas termopsidis*, encontrado em cupins do gênero *Termopsis*. Esses flagelados são organismos anaeróbicos obrigatórios e, portanto, quebram a celulase pelo processo de fermentação, liberando o resto do material para que possa ser digerido pelos cupins, em processos aeróbicos, com grande produção de energia. Assim, o cupim fornece um ambiente livre de oxigênio (o qual seria mortal) para os flagelados e recebe seus resíduos alimentares. No entanto, a celulose, além de difícil digestão, é composta de longas cadeias de carbono, pobres em nitrogênio. Por isso, os cupins, além da simbiose com os flagelados, a fazem também com bactérias capazes de fixar o nitrogênio atmosférico. Isto lhes confere uma especialização alimentar muito grande e um dos casos de simbiose obrigatória mais conhecidos na natureza.

As traças, os grande vilões das bibliotecas, parecem ser o único metazoário capaz de produzir sua própria celulase, independente da relação simbiótica. Esta relação, entretanto, ocorre com bactérias que fixam o nitrogênio, solucionando o problema do baixo valor nutricional de cadeias longas de carbono.

4.2.2. Digestão extracelular por simbiose: o caso dos vertebrados

O hábito pastador é muito difundido entre os vertebrados, principalmente nos mamíferos. Como a pastagem é principalmente de folhas, o conteúdo de celulose é muito alto, mesmo nelas. Os que não são capazes de se alimentar de celulose, são geralmente frugívoros, ou seja, alimentam-se de frutos onde o conteúdo de celulose é mínimo e os carboidratos são mais facilmente digeríveis, como gliocose, frutose e sacarose.

Os pastadores de plantas, geralmente, apresentam simbiose com microorganismos associados ao trato digestivo, que neste caso apresenta câmaras especiais para a digestão simbiótica como os **APÊNDICES VERMIFORMES**, **cecos intestinais** e **compartimentos estomacais** (Figura 25.5).

APÊNDICE VERMIFORME

Esta cavidade do tubo digestivo dos herbívoros é, geralmente, uma câmara de fermentação para a fauna simbiótica. Muitos animais onívoros, como os seres humanos, apresentam resquícios desta cavidade, popularmente denominada apêndice, e cuja inflamação causa a famosa apendicite.

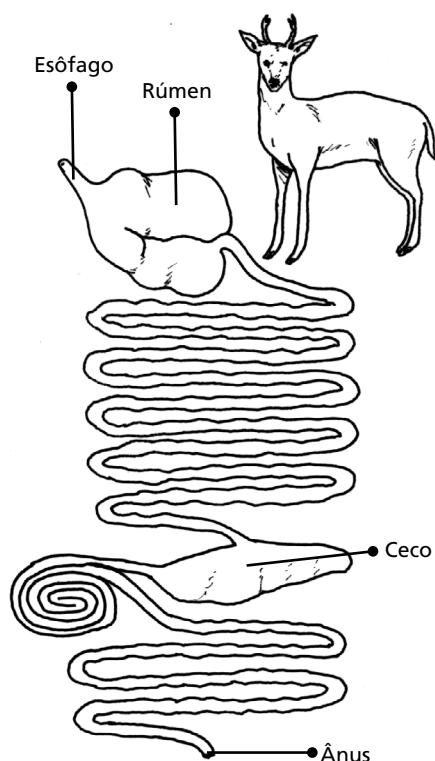


Figura 25.5: Tubos digestivos de mamíferos pastadores.

A simbiose mais comum no trato digestivo dos mamíferos. Este tipo de simbiose é encontrada também em tartarugas marinhas herbívoras (como *Chelonia mydas*) e em iguanas (*Iguana iguana*). Ocorre com bactérias e protistas, geralmente ciliados e não flagelados como no cupim.

Nestes casos, ambos também são organismos anaeróbicos obrigatórios e, portanto, só digerem parcialmente a celulose por fermentação. Além disso, muitos desses microorganismos também enriquecem a celulose sintetizando proteínas a partir de nitrogênio inorgânico, tornando a relação simbiótica fundamental para estes pastadores.

A relação simbiótica tem seu máximo de complexidade nos mamíferos que apresentam uma cavidade estomacal denominada **rúmen**. Os animais que apresentam tal cavidade, os **ruminantes**, são em geral animais bem conhecidos como as vacas, ovelhas e cabras. Neles, o alimento após ser macerado pela boca é engolido e se dirige ao rúmen, onde ocorre a fermentação. De tempos em tempos, o alimento retorna à boca por regurgitação e o animal volta a mastigá-lo, quebrando cada vez mais as longas cadeias celulósicas.

Por esta razão, os ruminantes estão constantemente mastigando, como se tivessem com um chiclete na boca, mesmo que não estejam pastando. Para facilitar a maceração, é secretada uma grande quantidade de saliva, algumas vacas podem produzir até 100 litros de saliva em um único dia!!!

Nos mamíferos não ruminantes, a massa de alimento não retorna à boca e a fermentação ocorre ou em câmaras no estômago ou em apêndices e cecos intestinais. Este tipo de simbiose ocorre em grupos muito distintos de mamíferos, como marsupiais, preguiças e macacos. A eficiência digestiva é, entretanto, maior nos ruminantes, pois a fermentação ocorre antes de passar para o intestino, aumentando a área de possível absorção. O regurgitamento e a mastigação contínua do bolo alimentar aumentam a capacidade de fragmentação da celulose. Além disso, como a fixação de nitrogênio orgânico ocorre na região anterior do tubo digestivo, este pode ser absorvido mais facilmente, não sendo eliminado com as fezes.

O surgimento da relação simbiótica entre alguns animais e microorganismos foi um passo evolutivo fundamental para a conquista do ambiente aéreo pelas formas pastadoras, pois, como visto, os vegetais aéreos, devido à baixa densidade do meio, apresentam tecidos de sustentação rígidos e de difícil digestão, como é o caso da celulose.



Observe como as fezes de uma vaca são homogêneas, é difícil perceber restos de alimentos nelas. Isto porque ela foi constantemente macerada pela boca. Compare com as fezes de um animal doméstico, como um cachorro ou mesmo um cavalo.

RESUMO

Os diferentes mecanismos de captura de alimento levam à obtenção de tipos de alimentos diferenciados. Na evolução dos metazoários, o tubo digestivo evoluiu no sentido de um aumento da eficiência metabólica, passando de uma digestão apenas intracelular, como em poríferos, para uma digestão extracelular. Estas duas formas podem ocorrer conjuntamente em cnidários e platelmintos que apresentam tubos digestivos com uma única abertura. Ocorrem também em animais providos de tratos digestivos completos com especialização regional, mas que se utilizam de partículas pequenas e nutritivas como no caso de muitos suspensívoros.

Em depositívoros, predadores e pastadores, a digestão é basicamente extracelular. A utilização de alimentos misturados com sedimento e de baixo valor nutricional fez com que os depositívoros desenvolvessem uma relação simbiótica com microorganismos. Esta relação simbiótica é mais comum em animais pastadores que se utilizam de alimentos ricos em celuloses. Os microorganismos além, de quebrarem a celulose, também são capazes de fixar nitrogênio, atividade esta que enriquece o alimento, que é baseado em longas cadeias de carbono. Os predadores, por se alimentarem de outros animais, não precisam de tal enriquecimento, já que a constituição química do alimento é similar a do predador.

A simbiose ocorre tanto em ambientes aéreos ou aquáticos, sendo que os microorganismos simbiontes são geralmente bactérias e protistas anaeróbicos obrigatórios. Nos vertebrados, o aparecimento de câmaras de fermentação facilita tal processo, com os ruminantes apresentando a complexidade máxima, pois estes podem regurgitar o alimento e mastigá-los novamente para quebrar mecanicamente a celulose, aumentando a eficiência da fermentação.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

Um pesquisador colocou uma série de cupins em um ambiente com uma alta pressão parcial de oxigênio (3 vezes maior do que o normal). Após algum tempo, certificou-se de que os cupins continuavam vivos, entretanto, estes, ao se alimentarem, não conseguiam mais digerir a celulose como faziam antes do experimento. O que você sugere que tenha acontecido para que isto ocorresse?

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, veremos como os metazoários obtêm oxigênio do meio ambiente para oxidar o alimento absorvido após a digestão no processo de respiração celular.

Trocas gasosas

AULA 26

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Estudar as estratégias utilizadas pelos metazoários para obter oxigênio do meio para seu metabolismo.

Pré-requisitos

Aula 18 – Celoma, Metameria e a diversidade animal.

Aula 25 – Digestão.

INTRODUÇÃO

Por exemplo, você pode ficar horas ou mesmo dias sem comer qualquer coisa e, mesmo assim, suas células e seu organismo continuam vivos. Entretanto, se o seu suprimento de oxigênio for interrompido por alguns minutos, você morre, pois suas células, principalmente as cerebrais, precisam receber oxigênio continuamente.

Na aula anterior, vimos como os metazoários adquirem energia e materiais estruturais através da digestão de material orgânico. Este, para ser transformado em energia, deve ser degradado pela fermentação ou pela oxidação, sendo o segundo processo cerca de 20 vezes mais eficiente do que o primeiro.

O oxigênio é extremamente tóxico para os organismos, devido a sua capacidade oxidativa. Por isso, raramente participa de processos bioquímicos dentro da célula, exceto, é claro, da oxidação no processo de respiração celular. Para isto, ele deve ser “escortado” o mais rápido possível para dentro das células para oxidar a matéria orgânica. Devido ao seu potencial tóxico para os animais, o oxigênio é de difícil armazenagem, tendo de ser obtido continuamente e de forma rápida, ao contrário do alimento que pode ser armazenado nas células e tecidos por longos períodos. Como o oxigênio não é armazenado pelas células ele se torna o maior limitante para a respiração celular, tendo de passar de célula a célula em um curto intervalo de tempo.

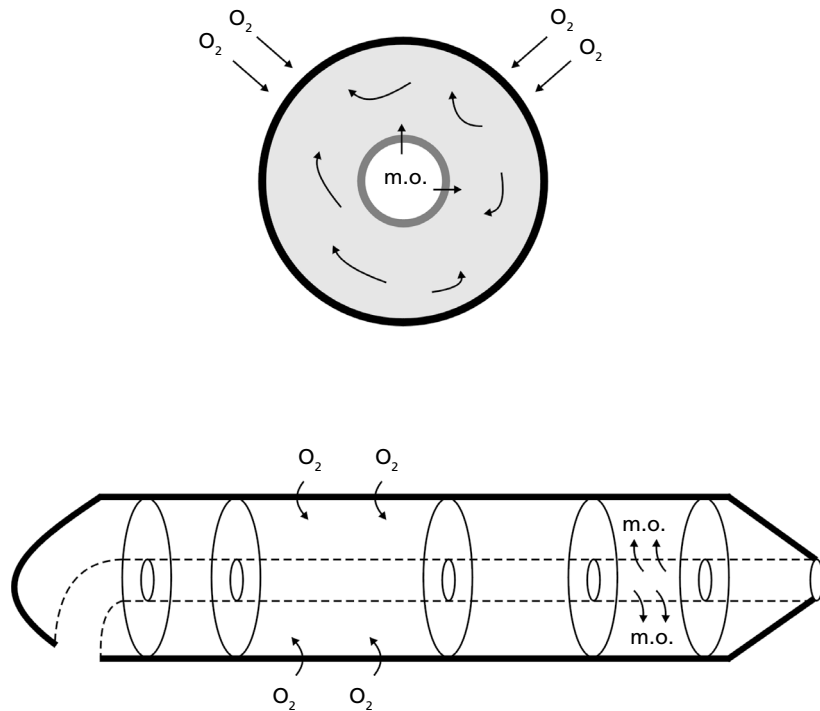


Figura 26.1: Animal hipotético mostrando as vias de entrada de oxigênio e matéria orgânica.

Em um animal de corpo maciço, como nos acelomados, a distância máxima entre a superfície de absorção de oxigênio e as células não pode ultrapassar mais do que 1 mm, limitando, portanto, o tamanho corpóreo. Na próxima aula, veremos como os animais resolveram esse problema interno, adquirindo tamanhos corpóreos maiores. Nesta, vamos nos concentrar no seguinte problema: com o aumento do tamanho do corpo, sua área relativa cresce menos do que seu **volume**. Esse problema surge quando consideramos que todas as células do animal precisam de oxigênio e o número delas cresce proporcionalmente ao volume, enquanto a captação de oxigênio é efetuada apenas pela superfície. Veremos, portanto, quais as estratégias utilizadas pelos animais para aumentar a superfície respiratória. Porém antes, veremos que tais estratégias variam em função do meio onde vivem os animais, pois a quantidade de oxigênio e sua difusão são muito diferentes nos meios aquáticos e aéreos.



Ver Aula 15 – Arquitetura Animal.

QUANTIDADE DE OXIGÊNIO NO AMBIENTE

No meio aquático, o oxigênio apresenta uma solubilidade e uma capacidade de difusão entre as moléculas de água extremamente baixas, quando comparados ao meio aéreo (**Figura 26.2**). Enquanto neste, o oxigênio corresponde praticamente a 21% do ar atmosférico, na água, ele raramente ultrapassa 1%. Além desta diferença no conteúdo, se não houver circulação da água (água parada), o oxigênio pode demorar horas ou até dias para se difundir por alguns centímetros; enquanto no ar, a difusão é extremamente rápida.

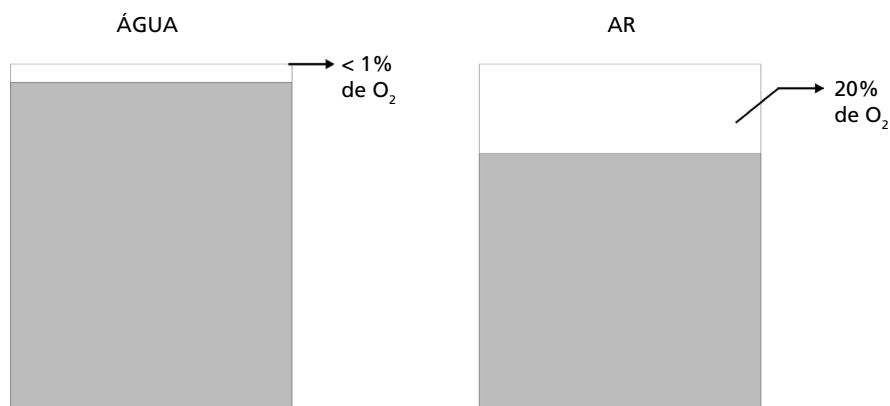


Figura 26.2: Conteúdo de oxigênio nos meios aquático e aéreo.

Outra diferença é quanto à densidade do meio. Em animais que movem o meio para absorver o oxigênio, como acontece nos nossos pulmões, o custo energético varia quando varia também a densidade a ser movida. Assim, quando você respira, a densidade do ar é extremamente pequena. Por outro lado, o peso da água a ser carregada pelos órgãos respiratórios é cerca de 100.000 vezes maior do que o do ar, acarretando um custo energético muito elevado aos animais aquáticos. Por isso, em ambientes aquáticos, o fluxo geralmente é unidirecional, com o meio passando uma única vez pelas estruturas respiratórias. Enquanto, no ambiente aéreo, o fluxo pode ser bidirecional, com o ar entrando e saindo dos pulmões, por exemplo.

Devido a estas notáveis diferenças entre os dois meios, não seria surpresa se observássemos estratégias completamente distintas desenvolvidas pelos animais que neles vivem. Embora se considere que a invasão do meio aéreo pelos animais foi uma etapa complexa da evolução, já que eles têm origem aquática, no tocante ao suprimento de oxigênio, o processo de conquista do meio aéreo não foi um problema tão grande a ser resolvido.

TROCAS GASOSAS NO AMBIENTE AQUÁTICO

Devido à baixa quantidade de oxigênio e sua pequena difusão no ambiente aquático, a evolução de tamanhos corpóreos se deu no sentido de um aumento da superfície em relação ao volume. A presença de cavidades internas (ver Aula 18) solucionou em parte este problema, entretanto, muitos animais ainda que providos de cavidade, apresentam dimensões maiores do que seria possível, se mantivessem a mesma superfície.

Em formas de tamanho pequeno, a superfície externa do corpo é suficiente para a demanda de oxigênio das células internas. Entretanto, quando o corpo é maior, duas estratégias se destacam:

- aumento da superfície através do **achatamento**;
- aumento da superfície através de evaginações (dobras externas da parede do corpo), denominadas **brânquias**.

Alongamento ou achatamento

Tais estratégias foram utilizadas pelos animais vermiformes, aumentando sua superfície de forma proporcional ao volume. Esse tipo de forma do corpo é fruto do crescimento por alongamento ou por achatamento. Por exemplo, alguns pogonóforos podem atingir dezenas de centímetros, mas apresentam um diâmetro pouco maior que um fio de cabelo. O achatamento é típico de muitos platelmintes e algumas formas marinhas podem atingir vários centímetros, mas têm uma espessura de apenas alguns milímetros, se assemelhando a verdadeiros tapetes (**Figura 26.3**). Entretanto, o crescimento por alongamento ou achatamento tem um limite funcional. Afinal, um animal semelhante a um tapete, por exemplo, teria baixa mobilidade e estaria expondo uma área muito grande do seu corpo, facilitando sua predação.

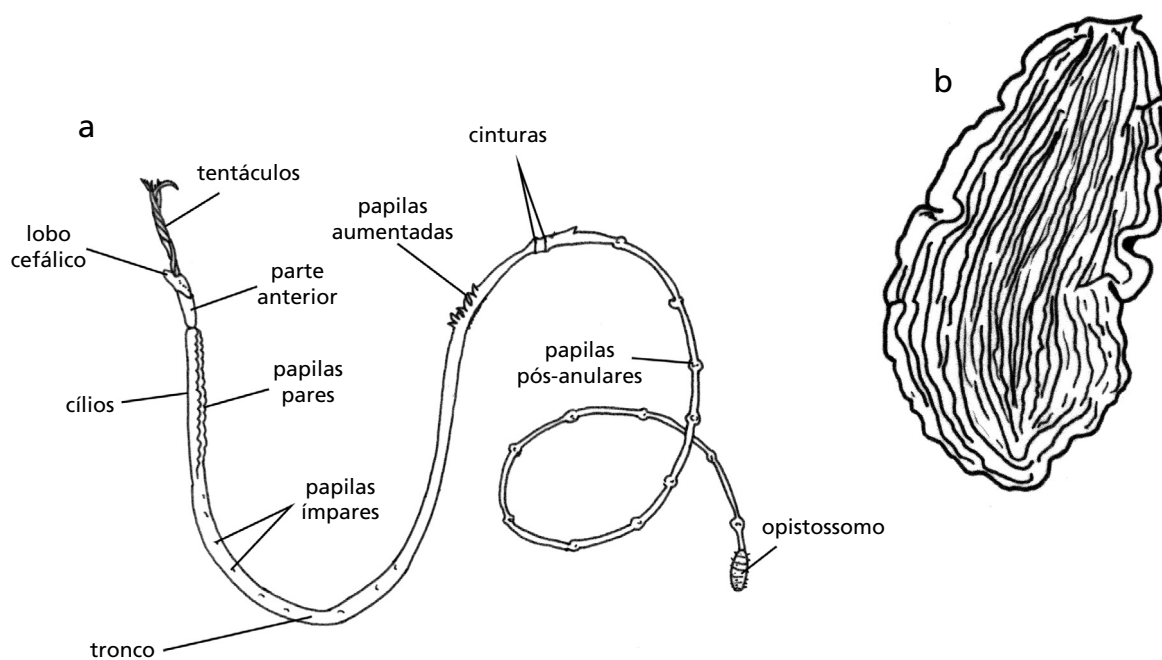


Figura 26.3: Aumento da superfície por alongamento pogonófora (a); e por achatamento platelminte marinho (b).

Brânquia

O aparecimento de dobras permite também um aumento considerável na superfície do corpo sem que haja necessariamente um aumento grande do volume. Todos os grupos aquáticos de grande porte apresentam alguma estrutura que pode ser denominada brânquia. Entretanto, deve ser lembrado que diversos tipos de evaginações que aumentam a superfície são denominadas brânquias, portanto poucos são os casos, entre grupos taxonômicos diferentes, de homologia entre elas. Às vezes, mesmo no próprio grupo, espécies diferentes apresentam brânquias de origem distinta. Geralmente, as brânquias mais eficientes têm formatos dendríticos (como árvores) ou foliares (como folhas) (Figura 26.4).

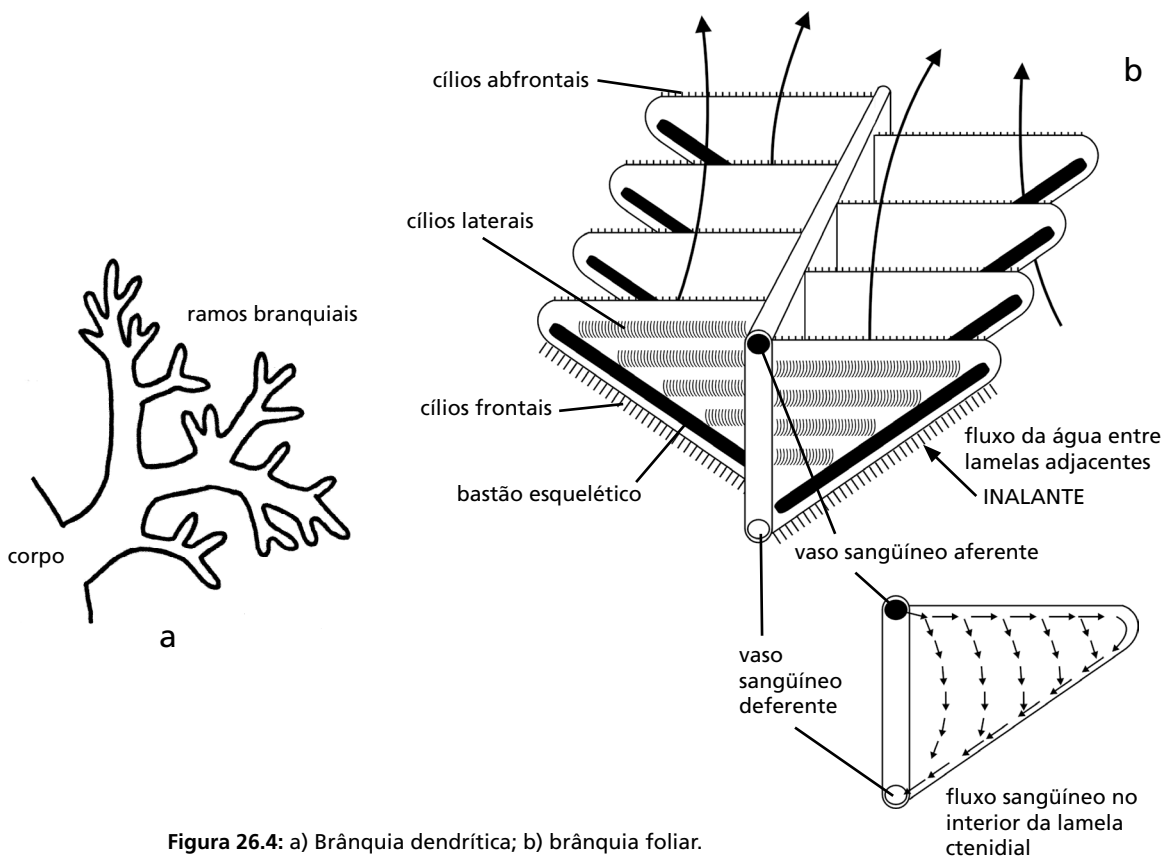


Figura 26.4: a) Brânquia dendrítica; b) brânquia foliar.

Muitas destas estruturas também podem ter outras funções, principalmente alimentação ou excreção. As brânquias de alguns poliquetas tubícolas (Figura 26.5.a), de moluscos bivalves (26.5.b) e de briozoários (26.5.c) são também estruturas alimentares. Em geral, a brânquia não é responsável por toda a troca gasosa, mas sim por boa parte dela.

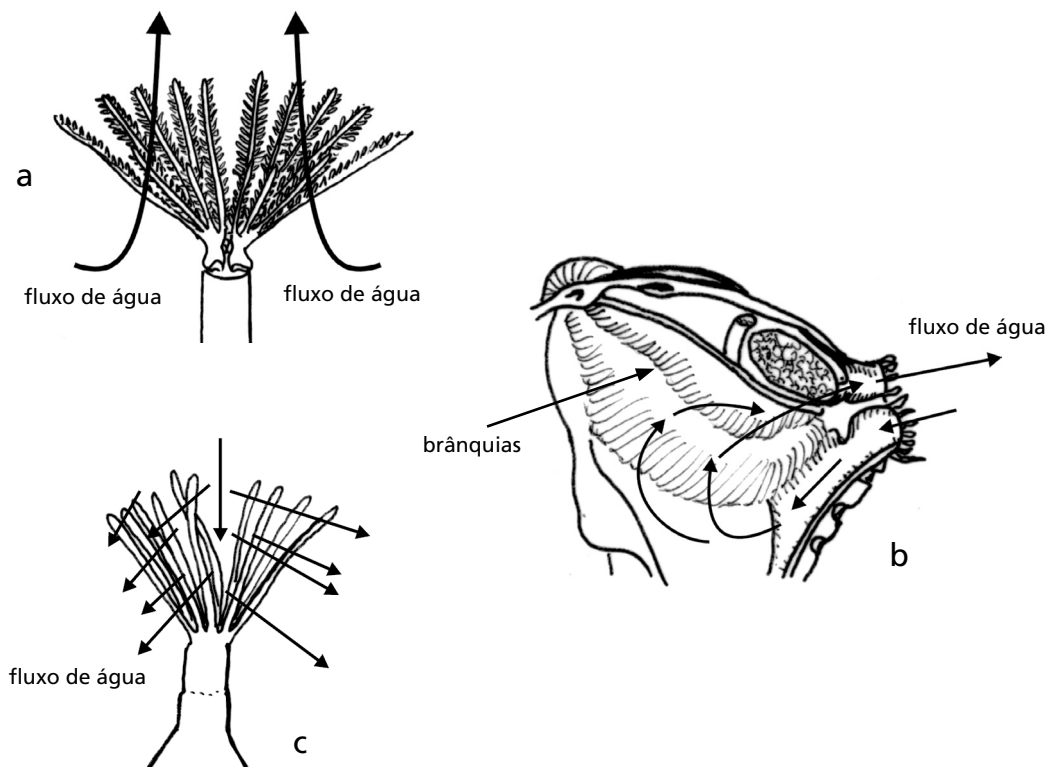
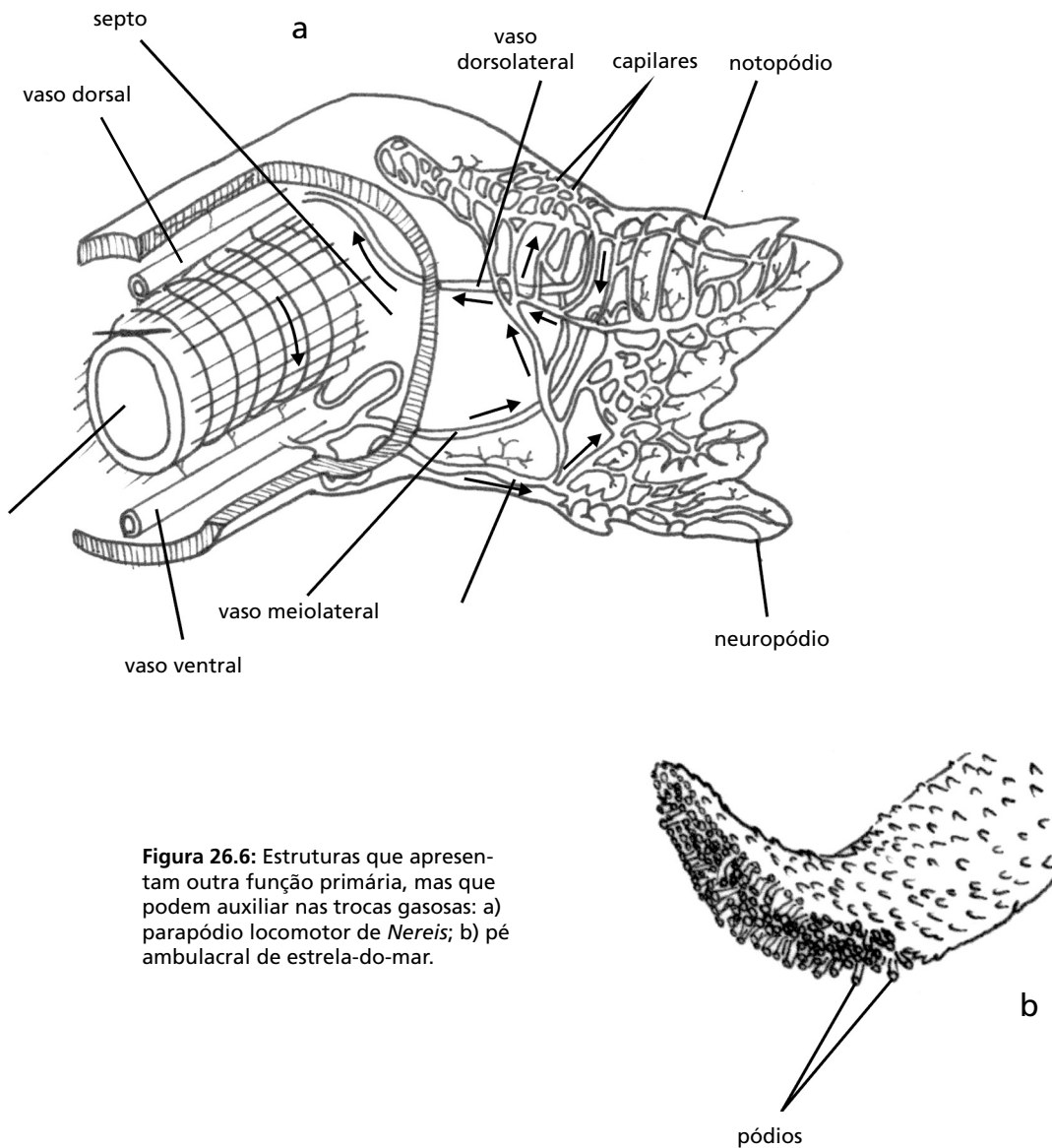


Figura 26.5: Brânquias que acumulam a função de estrutura de captura de alimento: a) coroa branquial de poliqueta sabelídeo; b) ctenídia de molusco bivalve; c) lofóforo de briozoário.

Muitas estruturas com outras funções, e não denominadas brânquias, também podem auxiliar nas trocas gasosas, desde que aumentem a superfície relativa e tenham boa irrigação. Isso acontece nos parapódios (função locomotora) de alguns poliquetas e nos pés ambulacrais de alguns equinodermos (Figura 26.6).



Vários animais aquáticos apresentam brânquias bem elaboradas, geralmente protegidas por carapaças, como em moluscos e crustáceos. Enquanto nos crustáceos mais primitivos as trocas gasosas eram efetuadas por expansões laterais dos apêndices locomotores, nos mais derivados, como camarões e caranguejos, as expansões são organizadas na forma de árvores ramificadas (dendrobrânquias) ou de folhas (filobrânquias). Tal forma dá a aparência de um livro, o que leva a um aumento considerável da superfície de trocas gasosas, já que devido à presença do exoesqueleto, não ocorrem trocas gasosas realizadas pela superfície corpórea (Figura 26.7).



Diversos crustáceos conquistaram o ambiente aéreo. No entanto, mantiveram suas brânquias aquáticas, sendo restritos a ambientes extremamente úmidos. Um caso peculiar é o caranguejo-fantasma (*Ocypodes quadrata*) muito comum na parte superior das nossas praias. Neles, as brânquias foram reduzidas e a porção superior da câmara branquial funciona através de troca de oxigênio do ar por vasos (semelhante a um pulmão). Desta forma, o animal ficou restrito à praia, pois tem de manter as brânquias sempre úmidas, mas, em compensação, não pode ficar submerso por muito tempo, já que sua superfície branquial foi reduzida.

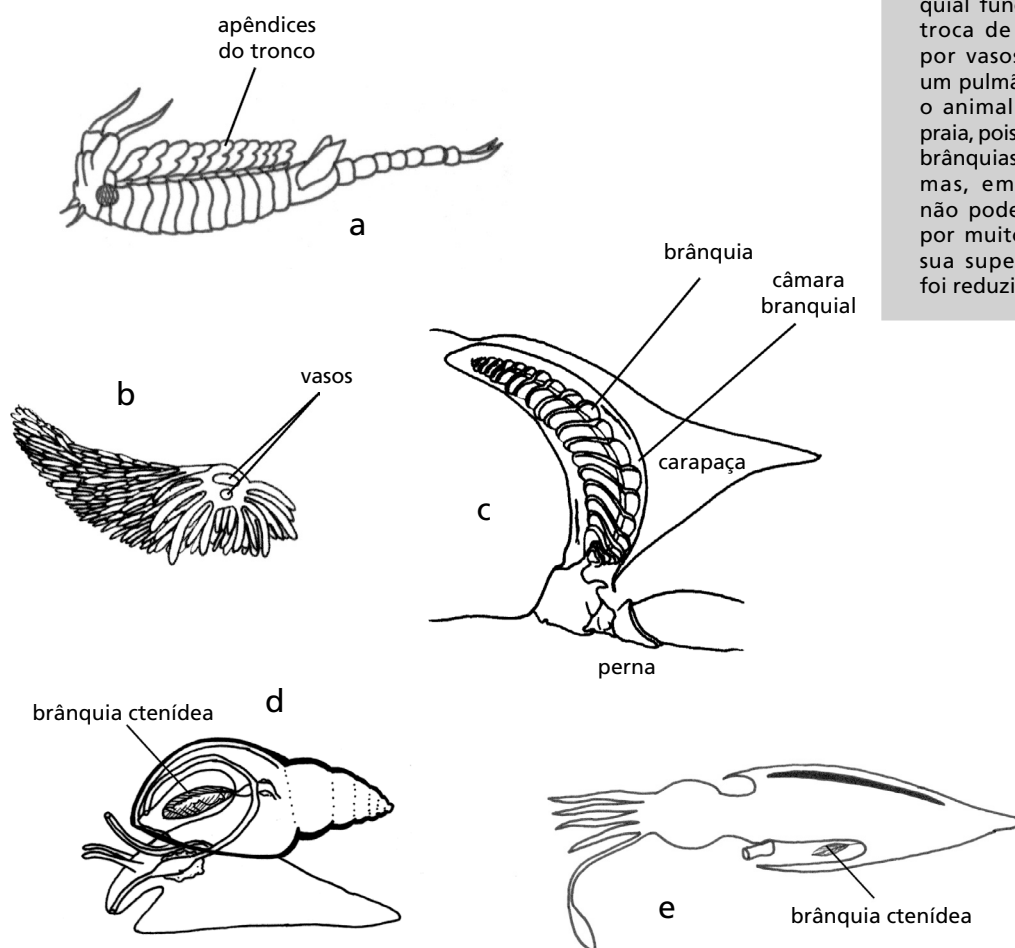


Figura 26.7: Brânquias de crustáceos e gastrópodos: a) apêndice locomotor de artêmia-salina; b) dendrobrânquia de camarão; c) filobrânquia de caranguejo; d) brânquia ctenídea de gastrópode; e) brânquia ctenídea de Lula (*Loligo* sp.).

OPÉRCULO

Estrutura que fecha, cobre ou protege determinadas partes do corpo. Por exemplo, peça córnea ou calcária que fecha a entrada da concha de certos moluscos, peça óssea que protege as guelras de certos peixes, membrana que cobre a abertura dos orifícios respiratórios dos bicos das aves.

As brânquias, também, são comuns em vertebrados aquáticos, embora alguns já apresentem uma respiração aérea. As brânquias das garoupas são estruturas foliáceas organizadas em série e mantidas protegidas por um **OPÉRCULO**. A água entra pela boca e sai pelas brânquias, em um fluxo unidirecional mantido pela natação do animal ou pelo engolfamento da água, quando ele está parado. Então ele engole água para respirar! Os cações e tubarões, que não têm esta capacidade de engolfar água, se mantêm em constante movimento. Neles, as brânquias não são cobertas por opérculos, mas se abrem em fendas laterais.

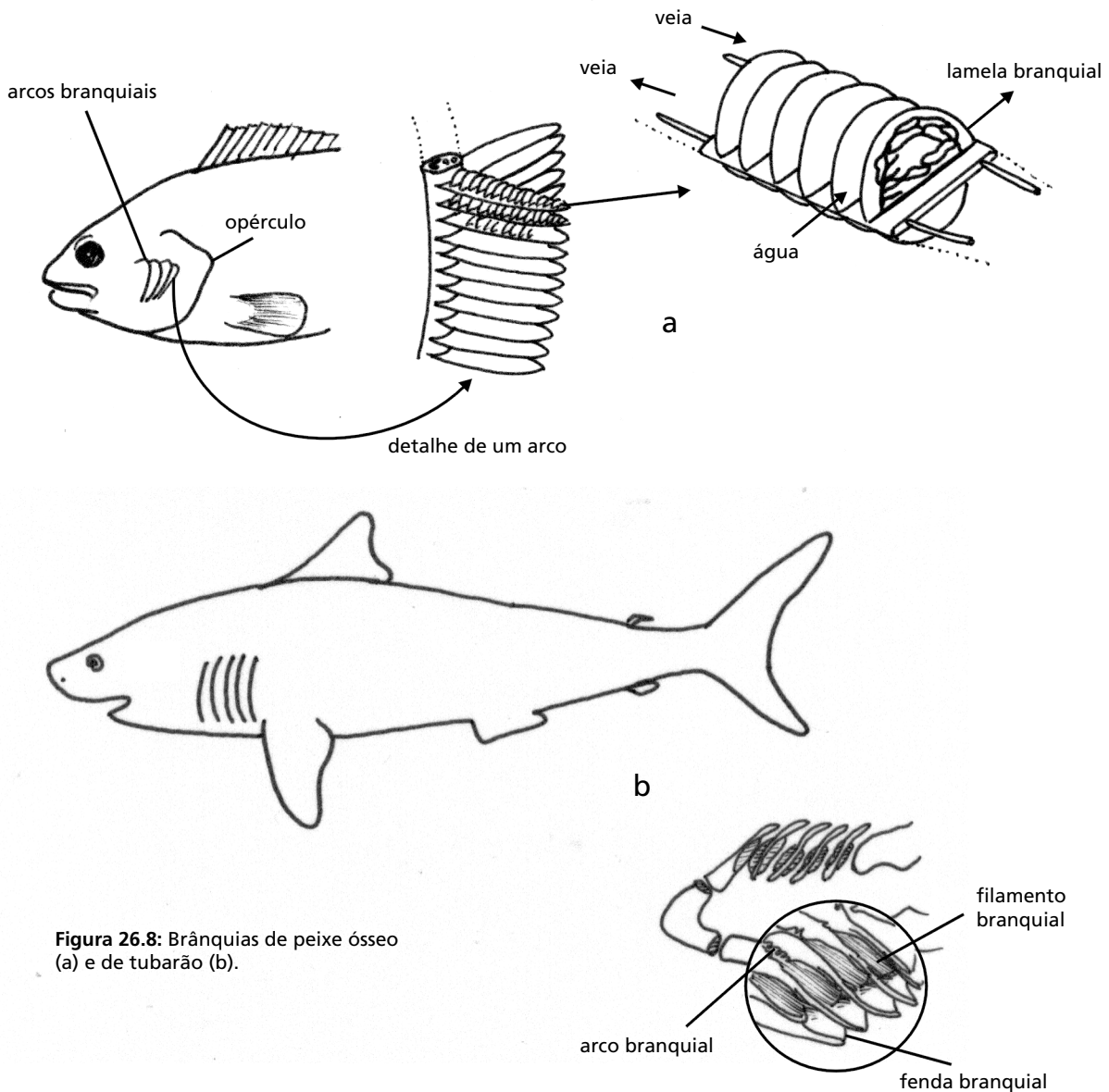


Figura 26.8: Brânquias de peixe ósseo (a) e de tubarão (b).

TROCAS GASOSAS NO AMBIENTE AÉREO

Com a conquista do ambiente aéreo, alguns grupos de vertebrados se depararam com um meio de baixa densidade e muito mais rico em oxigênio.

Se uma sardinha respira oxigênio, por que então ela morre asfixiada quando está fora d'água?

As brânquias, geralmente, não são funcionais fora da água, pois como são muito delgadas não têm como se sustentar no ambiente aéreo. Por exemplo, as brânquias de caranguejos são semelhantes a folhas de um livro que se grudam quando colocadas fora d'água, diminuindo drasticamente a superfície de trocas gasosas.

Com a menor necessidade de área respiratória e a alta difusão do oxigênio na atmosfera, os animais desenvolveram estruturas respiratórias internas através de invaginações. Tais estruturas comprometem uma área desprezível da superfície do corpo, e o ar é sugado com um custo energético relativamente pequeno devido a sua baixa densidade.

A superfície respiratória mínima necessária para a obtenção de oxigênio é relativamente maior no meio aéreo do que no aquático, em função da disponibilidade de oxigênio. Assim, grupos animais cujos representantes aquáticos sem brânquias atingem apenas alguns centímetros (como no caso de pequenos oligoquetos aquáticos) têm representantes aéreos com até dois metros de comprimento (caso do **MINHOCUÇU**). A forma permanece a mesma, mas o tamanho é maior.

As invaginações aéreas são de dois tipos principais, conforme a troca oxigênio: se com um sistema circulatório baseado em líquidos, como no caso dos **pulmões**; se diretamente com as células, como no caso das **traquéias**.

MINHOCUÇU

Anelídeos terrestres do gênero *Megascolex* que podem atingir até quase 2m de comprimento e vivem, em geral, em baixadas de solo fértil.

Pulmões

Assim como as brânquias, os pulmões são geralmente estruturas homoplásticas que surgiram de forma independente em diferentes grupos. Nos vertebrados terrestres, eles são estruturas homólogas originadas provavelmente das bexigas natatórias dos *Actinopterygii*, a única cavidade aérea desses animais. Todos os vertebrados apresentam pulmões muito semelhantes e com uma área de troca muito grande, devido a sua estrutura formada por microinvaginações denominadas alvéolos (Figura 26.9).

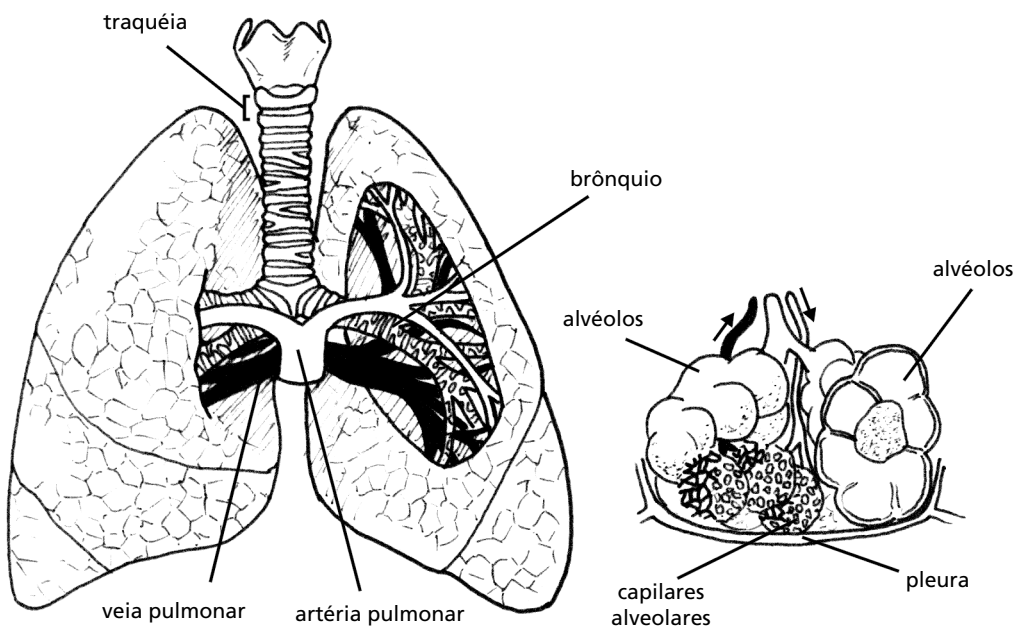


Figura 26.9: Pulmão de vertebrado mostrando os alvéolos pulmonares.

O mecanismo pelo qual o ar é sugado também é semelhante, isto é, o pulmão tem uma parede muito fina e funciona como um balão. A musculatura ligada à caixa torácica provoca sua expansão e cria uma pressão interna menor que a do meio externo, fazendo com que os pulmões suguem o ar externo através das traquéias e da boca ou nariz (Figura 26.10).

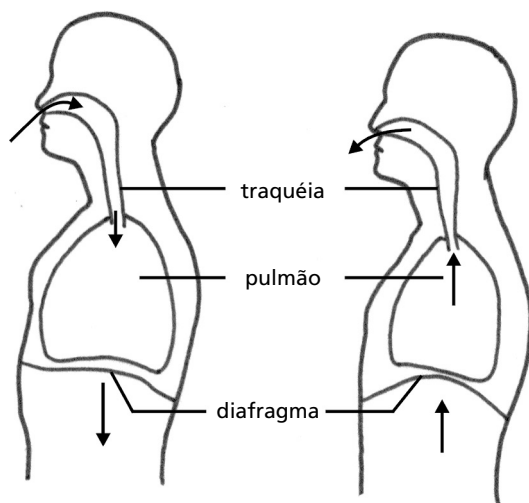


Figura 26.10: Fluxo de ar em um pulmão humano. Observe o papel da musculatura do diafragma, criando uma pressão negativa dentro da caixa torácica.

Outros tipos de pulmões, homoplásticos em relação aos dos vertebrados, ocorrem em gastrópodes e aracnídeos. Por exemplo, nas aranhas os pulmões são foliáceos, às vezes denominados **pulmões em livro** (Figura 26.11.a), sendo muito similares às brânquias dos animais aquáticos, com várias estruturas foliáceas bem irrigadas localizadas na região ventral que aumentam muito a superfície de trocas gasosas.

No caso dos isópodes, as formas de meio aquático utilizam os apêndices abdominais (denominados pleópodos) como brânquias. Nas formas que conquistaram o ambiente aéreo, estes mesmos pleópodos apresentam ramificações internas (invaginações), sendo denominados **PSEUDOTRAQUÉIAS** (Figura 26.11.b), numa comparação com as traquéias dos insetos que veremos mais adiante. Entretanto, funcionalmente são semelhantes a pulmões, como acontece também com os gastrópodes.

PSEUDOTRAQUÉIAS

Nas traquéias verdadeiras, o oxigênio vai direto até os tecidos, enquanto nas pseudotraquéias este é trocado com a hemolinfa que o distribui, como ocorre nos pulmões.

CAVIDADE DO MANTO

É o único resquício de cavidade dos moluscos. Fica localizada entre a concha e o resto do corpo maciço. É nela que normalmente se localizam as brânquias.

Nos gastrópodes, a transição foi semelhante. As formas aquáticas apresentam brânquias localizadas dentro da **CAVIDADE DO MANTO**, enquanto nas formas aéreas, as brânquias desapareceram e a parede da cavidade do manto se tornou muito vascularizada, sendo denominada pulmão (Figura 26.11.c).

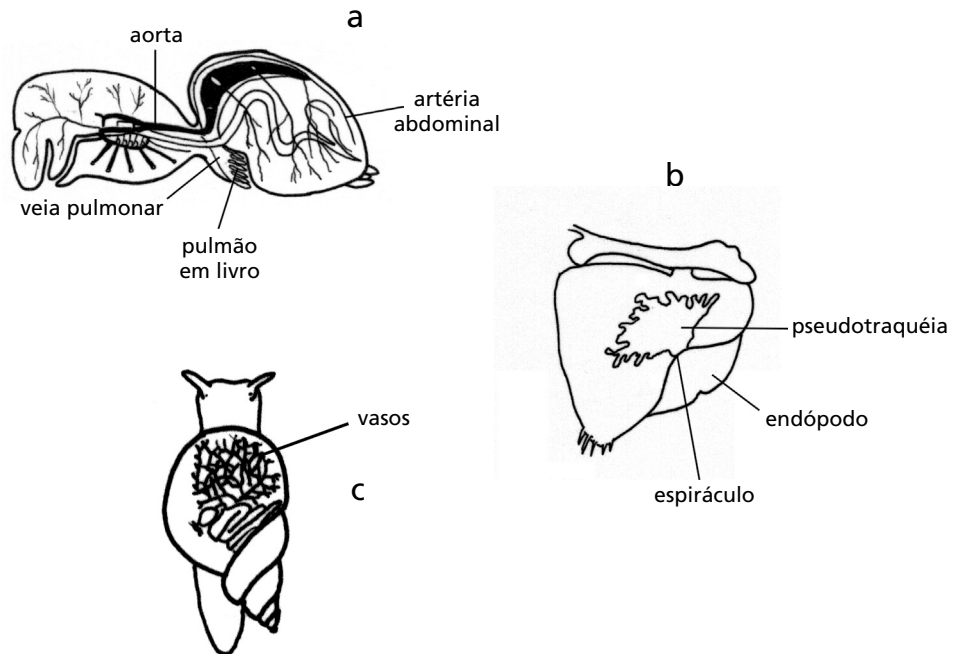


Figura 26.11: a) "Pulmão em livro" de aranhas; b) pseudotraquéia de isópode terrestre; c) "pulmão" de gastrópode (cavidade do manto vascularizada).

TRAQUÉIAS

As traquéias foram uma das grandes novidades evolutivas na conquista do ambiente aéreo e, possivelmente, um dos fatores que auxiliou na grande capacidade dos insetos para conquistarem os mais diferentes nichos desse ambiente. Assim como as demais estruturas respiratórias, elas parecem ter surgido em insetos e miriápodes e em aracnídeos de forma homoplástica.

O sistema traqueal (**Figura 26.12.a**) abre-se externamente através de **espiráculos ou estigmas**. Na maioria dos insetos, encontramos válvulas que controlam a abertura e o fechamento dos espiráculos, reduzindo a perda de água. As traquéias são invaginações da parede do corpo que se ramificam em tubos menores, os quais se estendem até os tecidos. Os ramos traqueais são revestidos por cutícula, denominada **íntima**, e apresentam um espessamento elicoidal, denominado **tenídio** (**Figura 26.12.b**). À extremidade de cada traquéia une-se uma célula com projeções tubulares providas de líquido e que se comunica com os tecidos, denominada **célula traqueolar**. Quando o tecido está em repouso, esse líquido permanece nas projeções da célula traqueolar, mas, quando o tecido entra em atividade, o líquido é removido para os tecidos pela pressão osmótica, levando o oxigênio atmosférico diretamente aos tecidos. Quando o líquido retorna para as projeções da célula traqueolar, ele impede a passagem do oxigênio.

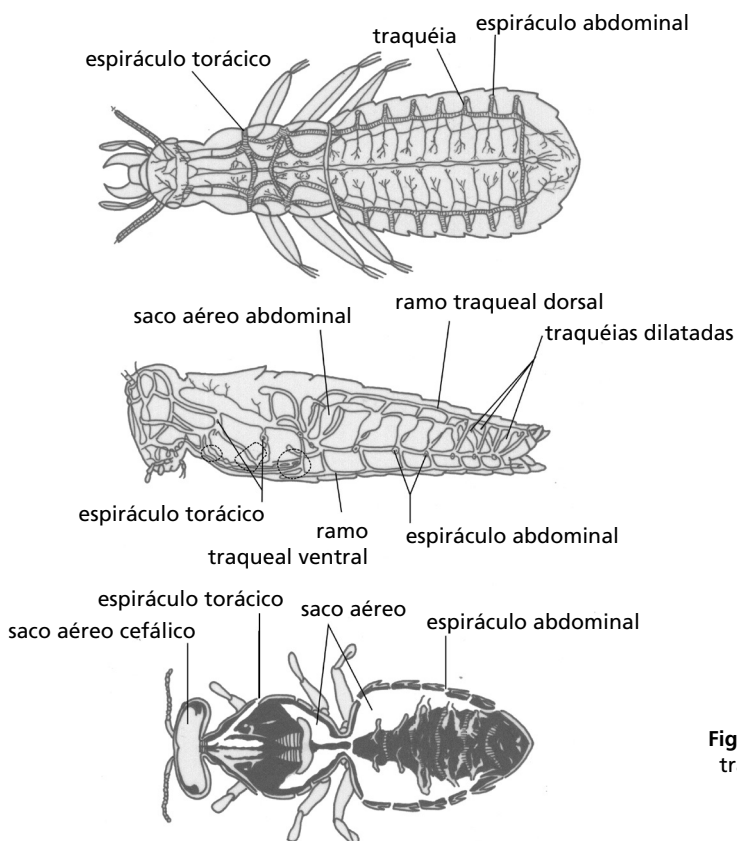


Figura 26.12.a: Sistema traqueal dos insetos.

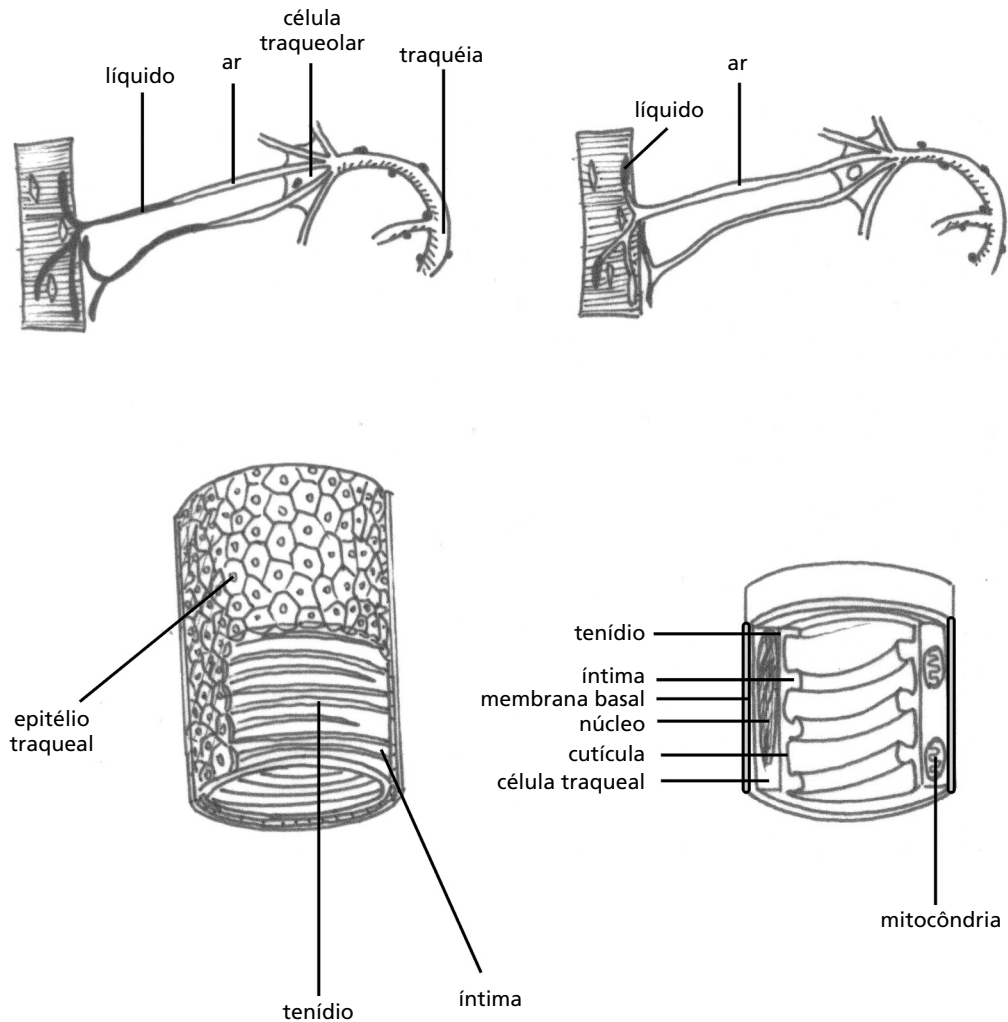


Figura 26.12.b: Um ramo traqueal, mostrando suas estruturas.

Note que nos pulmões, o oxigênio é transferido para o sangue e a circulação promove sua distribuição. No caso das traquéias, o oxigênio atinge diretamente os tecidos e a circulação não participa do seu transporte.

RETORNO AO MEIO AQUÁTICO

Dos animais que retornaram ao meio aquático, depois que seus ancestrais ocuparam o meio aéreo, alguns mantiveram as mesmas estruturas respiratórias e, portanto, ainda são dependentes do ar. Tal dependência faz com que eles tenham de obrigatoriamente subir à superfície para tomar ar.

Isso acontece, por exemplo, com focas, golfinhos, baleias etc., entre os mamíferos, pingüins (aves marinhas), tartarugas. A frequência com que eles sobem à superfície não é necessariamente muito grande, algumas baleias e focas podem subir à superfície para respirar apenas de hora em hora. Essa adaptação está associada a uma série de mecanismos fisiológicos e também à baixa demanda de oxigênio desses animais. No ambiente aéreo, devido à sua densidade, o custo energético da locomoção e da sustentação são muito altos, requerendo constante fluxo de oxigênio. As adaptações fisiológicas dos animais que usam oxigênio atmosférico e mergulham estão mais associadas à capacidade de armazenagem de oxigênio no sangue (sistema circulatório). Eles têm a capacidade de armazenar oxigênio no sangue até duas vezes mais que qualquer vertebrado de ambiente aéreo. Desse modo, não há um aumento na capacidade de seus pulmões e, de fato, boa parte deles mergulha com os pulmões vazios, ao contrário do que ocorre com um ser humano, que enche os pulmões para se manter mais tempo embaixo da água.



Devido ao tempo de submersão, alguns mamíferos aquáticos podem atingir profundidades impressionantes para um animal que depende do ar. Pingüins-antártica podem atingir até 300m, a foca-de-Weddel, até 600m e o cachalote, mais de 1.000m de profundidade.

O surgimento de projeções tubulares que se ligam às estruturas respiratórias, denominadas **sifões**, permitiu que baratas-d'água, larvas de mosquitos e alguns caracóis de água doce, por exemplo, pudessem manter seus corpos dentro d'água e um pouco afastados da superfície (Figura 26.13).

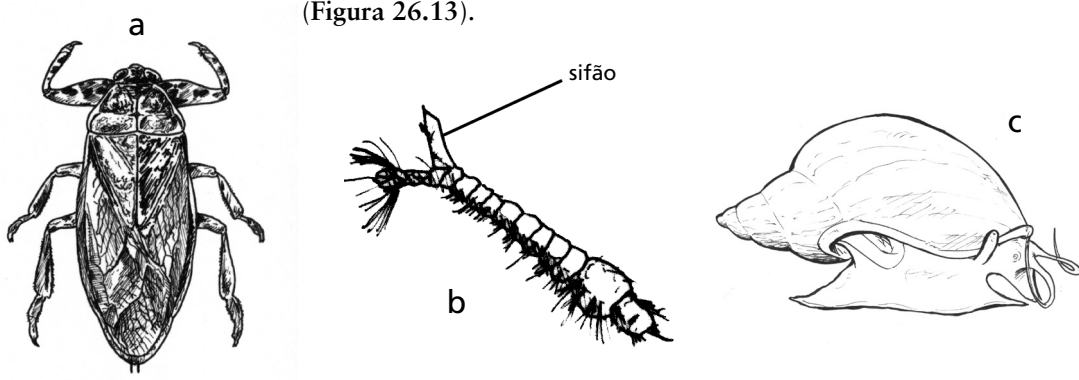


Figura 26.13: Sifões de: a) barata-d'água; b) larva de mosquito; c) caracol de água doce.

Vários besouros aquáticos levam uma bolha de ar para dentro d'água (Figura 26.14.a). As bolas se mantêm aderidas ao corpo deles por uma série de cerdas hidrofóbicas. Algumas aranhas utilizam suas teias para a construção de câmaras que também mantêm bolas debaixo d'água (Figura 26.14.b). Ao levar um estoque de ar para dentro d'água, esses animais aumentam seu tempo de permanência no meio aquático. Contudo, eles retornam periodicamente à superfície para renovar o ar de suas bolhas.

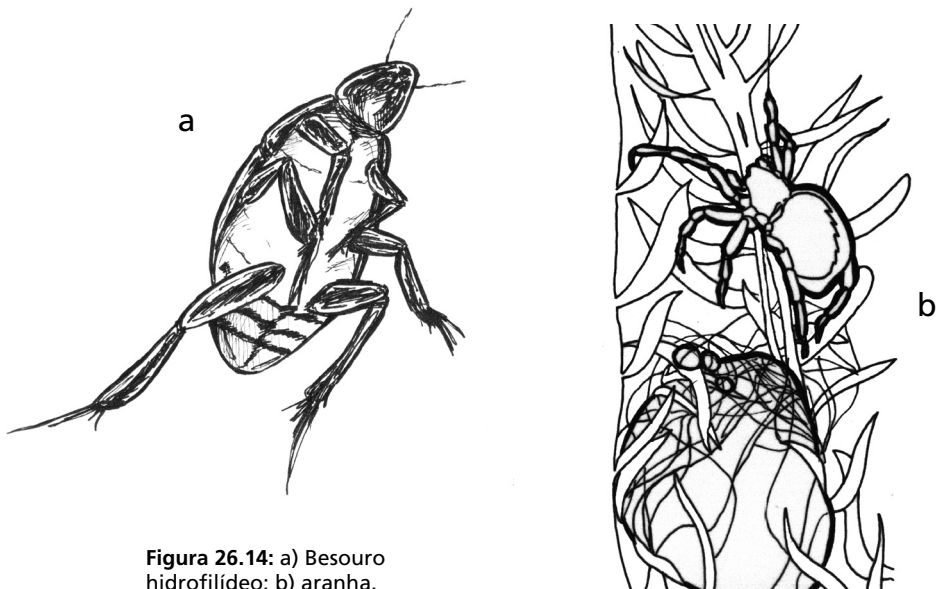


Figura 26.14: a) Besouro hidrofílico; b) aranha.

Vários insetos que retornaram ao meio aquático respiram oxigênio dissolvido na água. A maioria deles manteve o sistema traqueal, embora estruturas próprias para a respiração dentro d'água tenham se desenvolvido. Elas correspondem a projeções do corpo que apresentam, internamente, inúmeros ramos traqueais, sendo denominadas **traqueobrânquias** (Figura 26.15). O oxigênio, ao penetrar na traqueobrânquia, passa para as traquéias e é levado por elas diretamente aos tecidos. Alguns poucos insetos aquáticos apresentam brânquias sangüíneas, isto é, o oxigênio passa para o sangue e é transportado por pigmentos respiratórios.

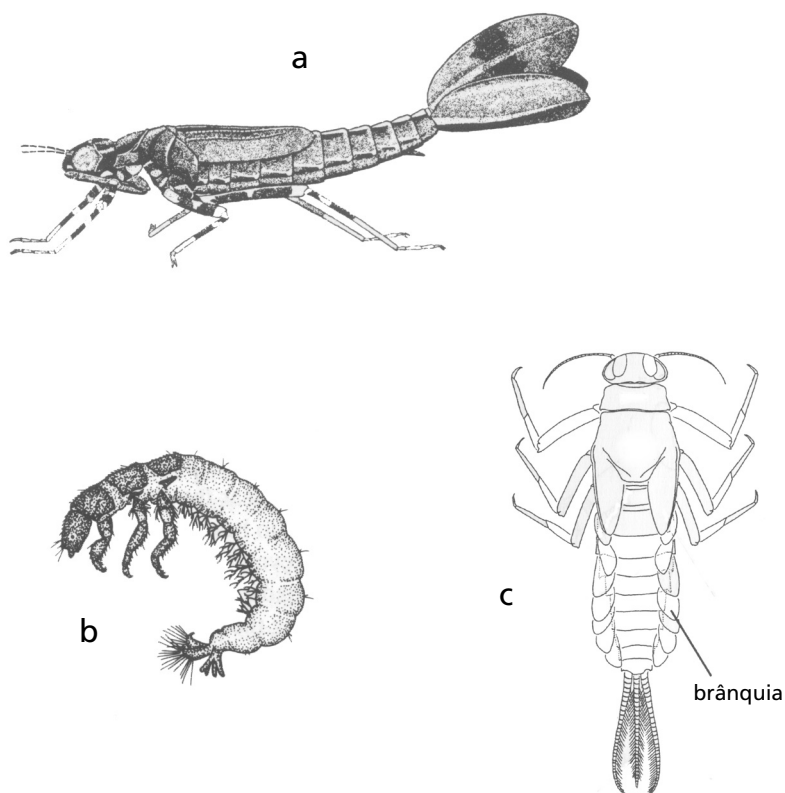


Figura 26.15: Insetos imaturos com suas brânquias: a) *Odonata* (lavadeira); b) *Trichoptera*; c) *Ephemeroptera*.

RESUMO

A energia para as funções vitais de um organismo é proveniente da degradação da matéria orgânica através do oxigênio no processo de **respiração celular**, embora algumas formas possam fazê-lo sem oxigênio, por **fermentação**. O oxigênio, ao contrário do alimento, é de difícil armazenamento, devendo ser constantemente fornecido para todos os tecidos vivos. As adaptações dos animais para captar oxigênio do meio dependem da relação área/volume do corpo e do meio em que vivem os animais. No meio aquático, o conteúdo de oxigênio é relativamente baixo (cerca de 1%) além de ser de difícil difusão. Já no meio aéreo, a quantidade de oxigênio é bem mais elevada (cerca de 20%) e a difusão, molécula a molécula de ar, é muito mais rápida.

As principais estratégias dos animais aquáticos para poderem crescer num ambiente de baixo nível de oxigênio e solucionar o problema da relação aérea (de captura de oxigênio) / volume (de demanda de oxigênio) foram: **achatamento** ou **alongamento** e aumento da superfície do corpo por dobras, ou evaginações, normalmente denominadas **brânquias**. As brânquias são estruturas homoplásticas, que ocorrem nos mais diferentes grupos através de qualquer aumento da superfície corpórea. Geralmente têm formatos dendríticos (árvores) ou foliares para aumentar a área de absorção. Muitas vezes estruturas com outras funções são utilizadas secundariamente como brânquias, principalmente estruturas alimentares.

Com a maior abundância e difusão do oxigênio no ambiente aéreo, é possível um pequeno aumento em tamanho sem qualquer aumento da superfície respiratória, em comparação ao ambiente aquático. Ainda assim muitos animais apresentam invaginações para trocas gasosas denominadas **pulmões**, **traquéias** e **pseudotraquéias**. Pulmões são homólogos em todos os vertebrados e funcionam mesmo naqueles que retornaram ao ambiente aquático, mantendo uma respiração aérea. Nos demais grupos, que não os vertebrados, os pulmões são geralmente homoplásticos, como os pulmões em livro de aranhas e os pulmões de gastrópodes. As **traquéias** dos insetos diferem dos pulmões, pois são tubos que levam o oxigênio direto aos tecidos, enquanto nos pulmões e nas pseudotraquéias de isópodes o oxigênio é transferido para o sistema circulatório (um líquido), que o distribui pelos tecidos.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

Na lista dos animais abaixo, quantas vezes você acredita que o caráter pulmão tenha surgido independentemente?

Aranha, caramujo, golfinho, baleia, macaco, jacaré, sapo.

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula veremos como os metazoários obtêm oxigênio do meio ambiente para oxidar o alimento absorvido após a digestão no processo de respiração celular.

Transporte e sistema circulatório

AULA

27

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Discutir as principais estratégias utilizadas pelos animais para fazer o transporte interno de substâncias pelo corpo, principalmente quando este adquire um tamanho muito grande.

Pré-requisitos

Aula 18 – Celoma, Metameria e a diversidade animal

Aula 26 – Trocas gasosas

INTRODUÇÃO

A circulação pode ser definida como o processo em que diversas substâncias são transportadas através do corpo de um animal. Entre estas substâncias estão gases, sólidos e líquidos dissolvidos. No processo de respiração celular, por exemplo, o oxigênio, as moléculas alimentares e os resíduos metabólicos desse processo, como gás carbônico e excretas, são transportados pelo processo de circulação. O processo de circulação pode ser efetuado de forma simples pela própria água do ambiente, como no caso de alguns animais aquáticos; ou de célula a célula, como nos animais menores. Entretanto, com o crescimento do corpo dos animais e a conseqüente diminuição da razão área/volume, um número maior de células internas requer um sistema de drenagem de seus metabólicos e catabólicos. Neles surgem os **sistemas circulatórios**.

De todas as substâncias transportadas pelos sistemas circulatórios, o oxigênio tem um papel predominante no grau de desenvolvimento dos sistemas circulatórios, devido à impossibilidade de ser armazenado nas células e à sua toxicidade. Dessa forma, a circulação está intimamente relacionada ao processo respiratório e, conseqüentemente, ao transporte de oxigênio para os tecidos. Naqueles animais com células e tecidos muito próximos do meio externo não encontramos um sistema circulatório. Por exemplo, em esponjas não são encontrados sistemas circulatórios e a própria água, que penetra em seus complexos sistemas de canais, promove a circulação.

Animais de pequeno tamanho, onde a distância entre suas células e o meio externo é muito pequena, também não requerem sistemas circulatórios. Este é o caso de animais muito pequenos, finos ou achatados, como os diversos platelmintos. Neles, esta relação é claramente uma função da área/volume. Assim, formas muito pequenas podem apresentar um corpo como seção transversal cilíndrica, enquanto formas progressivamente maiores, apresentam um alto grau de achatamento do corpo, mantendo as células a uma curta distância do meio externo (**Figura 27.1**).



Figura 27.1: Seção transversal do corpo de platelmintos de diferentes dimensões. Observe como o achatamento é maior nas formas maiores, mantendo a distância entre as células internas e o meio externo.

Em função da taxa de difusão do oxigênio em diferentes tecidos, pode-se constatar que todas as células vivas devem estar, em média, a pelo menos 1mm do suprimento mais próximo de oxigênio (sistema circulatório). Assim, nas formas achatadas e de pequeno tamanho não são requeridos sistemas circulatórios, pois esta distância é mantida entre as células e o meio externo. Nos demais casos, foram selecionados animais que apresentavam algum mecanismo de transporte mais específico, denominados **sistemas circulatórios**.

SISTEMAS CIRCULATÓRIOS

O transporte de substâncias dentro do corpo do animal, seja ele do ambiente aquático ou aéreo, é geralmente efetuado por líquidos, nos quais ficam dissolvidos e são transportados os diferentes metabólicos. Desta forma, diversas cavidades internas preenchidas por líquidos podem se prestar a este papel, sendo denominadas sistemas circulatórios.

Cavidade gastrovascular

Em cnidários e ctenóforos, a cavidade gastrovascular nada mais é do que uma extensão do meio externo (água). Ela, por sua vez atinge todos os tecidos internos do corpo (**Figura 27.2.a**). Mantendo a distância mínima de 1 mm entre o líquido da cavidade e as células internas na maioria dos casos. Entretanto, em algumas formas, como as medusas, esta distância pode atingir até alguns centímetros. Nesses casos, a **MESOGLEIA** é muito espessa, mas é muito pouco celularizada, não requerendo portanto oxigênio, além de permitir uma difusão mais fácil de célula a célula, por ser gelatinosa (**Figura 27.2.b e c**).

MESOGLEIA

Camada gelatinosa provida de poucas células em alguns casos, localizada entre a ectoderme e a endoderme dos animais diploblásticos.

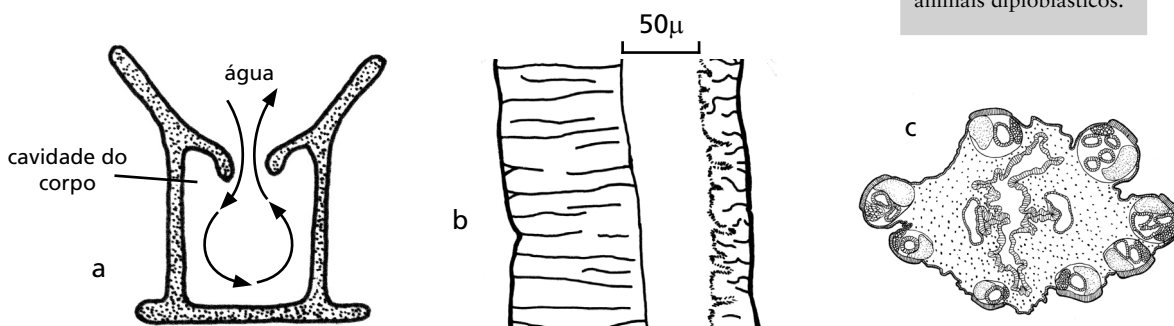


Figura 27.2: a) Circulação por cavidade gastrovascular em cnidários; b) mesoglêia de cnidário; c) mesoglêia de ctenóforo.

Cavidades corpóreas

As cavidades corpóreas como o celoma (nos animais celomados) ou a blastocele (nos animais ditos pseudocelomados) funcionam muitas vezes como sistemas circulatórios (ver Aula 18), pois têm contato com quase todos os tecidos do corpo e são preenchidas com líquido. Quando devidamente movimentadas, elas podem rapidamente transportar substâncias por todo o corpo.

Essas cavidades são o único sistema circulatório de alguns animais, como alguns nematódeos e rotíferos (pseudocelomados), sipunculídeos (celomados) e alguns poliquetos de pequeno tamanho (**Figura 27.3**). Neles, suas cavidades se encontram em constante pressão devido à contração de suas musculaturas. Com isso, qualquer mudança na contração faz com que o líquido se mova rapidamente, cumprindo assim com a função de transporte.

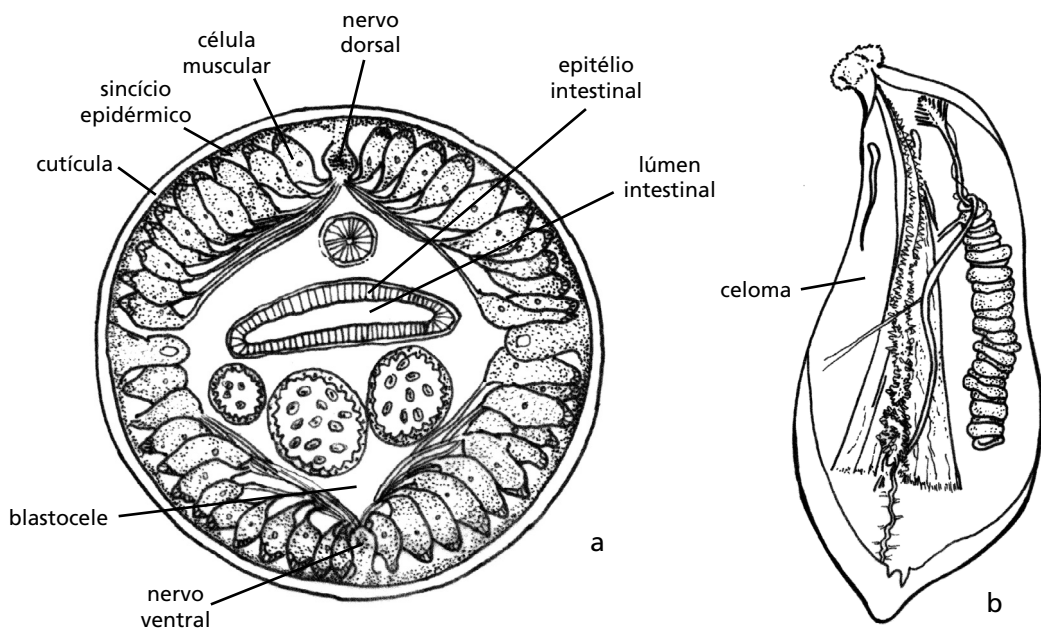


Figura 27.3: Cavidades circulatórias: a) *nematódeo* (blastocele); b) de *sipunculídeo* (celoma).

Sistemas vasculares

Com o aumento do metabolismo animal, houve um crescimento proporcional na demanda energética e, conseqüentemente, na necessidade de um fluxo mais rápido de oxigênio para os tecidos. O sistema de cavidades, devido a seu grande volume, se torna pouco eficiente em duas situações: quando os organismos são muito grandes e alongados e quando seu corpo é dividido em compartimentos, como acontece com muitos celomados metaméricos.

Ao longo da história evolutiva desses organismos, foram selecionados sistemas circulatórios mais eficientes, onde o líquido de transporte, usualmente denominado sangue, corre através de vasos tubulares. Desta forma, os vasos mais importantes correm no sentido longitudinal do corpo, tornando mais rápido o transporte ao longo do animal. Hidraulicamente, um vaso é muito mais eficiente do que uma cavidade, principalmente se ele contar com um mecanismo de contração muscular organizado, de forma a manter o sangue em movimento.

Este sistema com vasos, pode se tornar progressivamente mais complexo, com a presença de válvulas que impedem o refluxo e fazem com que o sangue corra sempre no mesmo sentido (**Figura 27.4**).

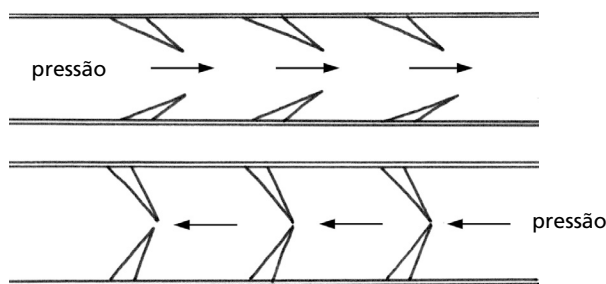


Figura 27.4: Sistema de válvulas em funcionamento, observe que quando o líquido é forçado a se mover, este só se move em um único sentido.



Um bom exemplo das vantagens de vasos ocorre quando observamos um riacho. Nos trechos mais largos, a água se move lentamente, mas nos trechos mais estreitos ela corre em uma velocidade muito maior, mesmo se tratando do mesmo rio.

CORAÇÕES

O termo coração é muitas vezes considerado como sinônimo de **corações em câmara**. Entretanto, dependendo do seu grau de desenvolvimento, o vaso pulsátil também pode ser denominado coração. Assim, o termo coração em câmaras é mais correto.

A complexidade também pode ser maior no sentido do incremento do mecanismo de movimentação do líquido. Nas formas mais simples, como em alguns vermes, encontramos apenas uma musculatura associada a um vaso. A diminuição no diâmetro desse vaso empurra o sangue, sendo ele denominado vaso pulsátil. (Figura 27.5.a) Em sistemas mais complexos, encontramos câmaras providas de poderosos músculos que recebem o sangue e funcionam como bombas, enviando-o para todas as partes do corpo. Estas câmaras são normalmente denominadas **corações** ou mais corretamente **CORAÇÕES em câmara** (Figura 27.5.b).

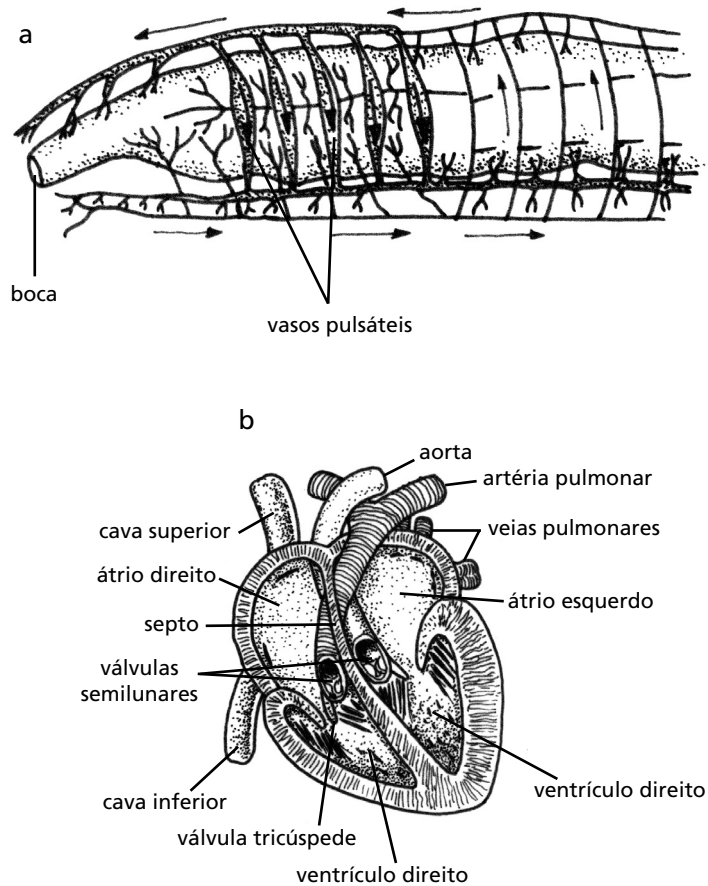


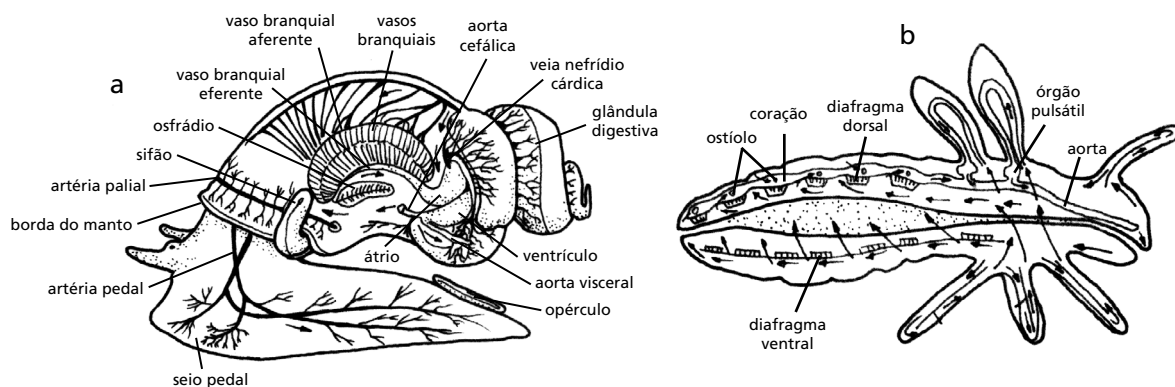
Figura 27.5: a) Vaso pulsátil de um anelídeo; b) coração em câmara de um mamífero.

Os sistemas vasculares podem, muitas vezes, abrir-se em cavidades maiores, as quais banham a maioria dos tecidos. Nestes casos, diz-se que o sistema circulatório é **aberto**, enquanto, nos casos onde o sangue corre sempre dentro de **vasos**, ele é denominado **fechado**.

Sistemas vasculares abertos

Os sistemas vasculares abertos bombeiam e transportam sangue oxigenado para cavidades maiores que banham boa parte dos tecidos (Figura 27.6). Esta cavidade, normalmente denominada **HEMOCELE**, pode ser constituída de um celoma ou, possivelmente, de uma blastocèle permanente.

HEMOCELE = *Hemo* = sangue + *cele* = cavidade.



O sistema aberto apresenta algumas vantagens e algumas desvantagens para os animais que o possui. A principal vantagem é a de não ser necessário vasos que cheguem a todos os tecidos. Apenas um grande vaso pulsátil para bombear o sangue que banha os tecidos e um vaso para recolher o sangue depois disso. A principal desvantagem é a de não permitir que o sangue corra pelo corpo a grandes velocidades, pois quando “deságua” nas cavidades perde muito sua velocidade, semelhante a uma cachoeira cujas águas caem em uma lagoa. O sistema circulatório aberto é, portanto, comum em animais de baixa atividade, como por exemplo, os moluscos gastrópodes e bivalves. Entretanto, sistemas abertos ocorrem também em artrópodes.

Por que os insetos, com seu alto metabolismo e atividade, apresentam um sistema circulatório aberto?

A resposta a esta pergunta pode ser encontrada na aula anterior e no início desta. Embora o sistema circulatório seja um sistema de transporte, ele é limitado em seu grau de desenvolvimento principalmente pelo transporte de oxigênio, que não pode ser armazenado nos tecidos.



Embora as aranhas, como todo artrópode, tenham patas articuladas, estas são utilizadas apenas na locomoção. A sustentação do corpo é mantida por um esqueleto hidrostático, já que seu exoesqueleto não é tão rígido como o dos demais artrópodes. Por isso, quando você dá uma chinelada em uma aranha, esta “murcha” e ninguém acredita quando você diz que a aranha que você matou era “imensa”.

No caso dos insetos, o sistema circulatório não é responsável pelo transporte de oxigênio, pois, como visto na Aula 26 (Trocias gasosas) as traquéias dos insetos levam o oxigênio direto aos tecidos, não havendo troca de gases com o sangue.

Nos artrópodes com traquéias, a hemocele pode ter também um papel secundário como esqueleto hidrostático, como na sustentação das aranhas, ou auxiliando os artrópodes na substituição da cutícula no período de muda.

Sistemas vasculares fechados

Nos sistemas fechados, o sangue nunca abandona os vasos, fazendo com que o fluxo sanguíneo seja mais rápido e eficiente. Entretanto, ele requer que os vasos tenham extensões em todos os tecidos compostas de microvasos extremamente delgados, denominados **capilares**.

Em protostômios, os sistemas vasculares fechados (Figura 27.7) são comuns em anelídeos, principalmente aqueles que apresentam grande atividade, e em moluscos cefalópodes, como os polvos e as lulas. Em deuterostômios, são comuns em todos os vertebrados, que é um grupo caracterizado pela grande atividade e metabolismo.

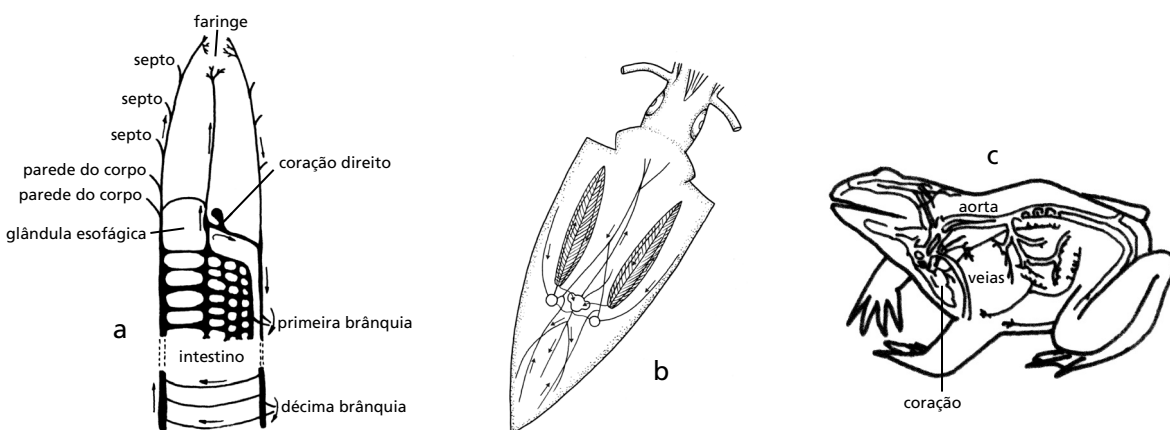


Figura 27.7: Sistemas vasculares fechados: a) anelídeo (*Nereis* sp.); b) lula (*Loligo* sp.); c) sapo (*Bufo* sp.).

Sistemas vasculares mistos

Entre os deuterostômios, ocorrem também esqueletos mistos, onde um sistema vascular fechado está presente paralelamente a um sistema aberto em cavidades. Isto acontece nos equinodermos, como a estrela-do-mar, onde o celoma origina o **sistema aquífero**, cuja função básica é de sustentação e locomoção. Este sistema aquífero pode, entretanto, funcionar secundariamente como um sistema circulatório auxiliado pelo **sistema hemal**, que é o sistema circulatório por vasos fechados que adquire função mais importante nos holoturóides (pepinos-do-mar) (Figura 27.8).

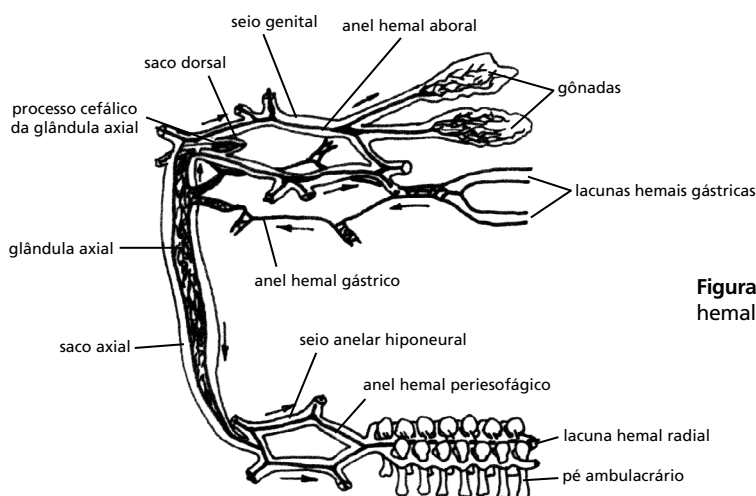


Figura 27.8: Sistemas aquífero e hemal de uma estrela-do-mar.

O TRANSPORTE DE OXIGÊNIO POR UM MEIO LÍQUIDO – O SANGUE

Como visto na aula anterior, a solubilidade do oxigênio na água é muito baixa quando comparada ao ar (ca. 1% do volume total). Animais, sejam eles do ambiente aéreo ou aquático, com sistema circulatório baseado em líquidos, apresentam um sistema com eficiência limitada, uma vez que este é capaz de transportar pouca quantidade de oxigênio.

**PIGMENTOS
RESPIRATÓRIOS**

Embora tenham função de transporte de oxigênio, estas moléculas são normalmente denominadas pigmentos, pois em geral dão cor ao líquido que as carrega (o sangue). Esta cor pode variar conforme a estrutura da molécula ou ao fato de estarem ou não oxigenadas podendo ser vermelhas, azuis ou mesmo verdes.

Assim, para carregar 1 ml de oxigênio de uma região de captura de oxigênio (por exemplo, pulmão) para um tecido, o animal teria de carregar 100 ml de líquido (água). Devido à grande densidade da água existe um custo energético para movê-la. Esse custo, por sua vez, tem que ser compensado pela produção de energia que depende da quantidade de oxigênio transportado.

Desta forma, um passo evolutivo muito importante na evolução dos sistemas circulatórios foi o aparecimento de moléculas, dissolvidas no sangue, que são capazes de carregar oxigênio, além daquele já dissolvido.

Essas moléculas, geralmente, são proteínas que têm um metal ligado, o qual, tem uma grande afinidade pelo oxigênio. Ao se associar ao oxigênio, o sangue passa a carregar uma quantidade que pode chegar a 20 vezes mais do que se o carregasse apenas dissolvido na água. Portanto, é um aumento impressionante na eficiência do transporte de oxigênio e, não por acaso, surgiram provavelmente de forma independente nos mais diversos grupos. Essas moléculas são denominadas **PIGMENTOS RESPIRATÓRIOS**.

Pigmentos respiratórios

Os pigmentos respiratórios são normalmente moléculas de proteínas que têm um grupo prostético, geralmente na forma de uma porfirina, que se liga reversivelmente a um átomo de metal que tem grande afinidade pelo oxigênio. Esta porfirina em muitos pigmentos é denominada grupo **HEME**, como no caso da hemoglobina (**Figura 27.9**).

HEME

Você estudou isso em
Bioquímica I.

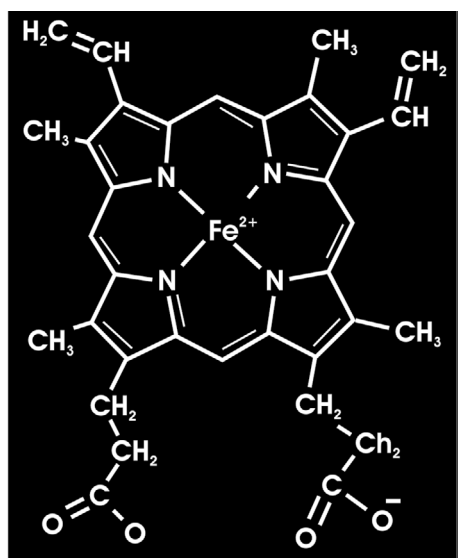


Figura 27.9: Estrutura de uma molécula de hemoglobina.

Os pigmentos respiratórios podem ocorrer dissolvidos no sangue ou dentro de células ou corpúsculos, não sendo exclusivos do sistema vascular. Alguns animais apresentam pigmentos respiratórios no líquido celomático. São conhecidos quatro pigmentos respiratórios nos animais: **hemoglobina, hemocianina, hemeritrina e clorocruorina**. As diferenças entre eles estão na estrutura da porfirina, no metal que se liga ao oxigênio e no tamanho das moléculas. No quadro abaixo, podemos ver qual o metal, qual o peso molecular e sua ocorrência nos grupos taxonômicos de cada um dos pigmentos:

Quadro 27.1

PIGMENTO	METAL	PESO MOLECULAR	GRUPOS TAXONÔMICOS
HEMOGLOBINA	Ferro	1.700 até 3.000.000	Protistas, alguns anelídeos e crustáceos, poucos moluscos e insetos, vertebrados.
HEMOCIANINA	Cobre	300 até 9.000.000	Moluscos e alguns crustáceos.
HEMERITRINA	Ferro	108	Uma família de poliqueta, sipúnculos, braquiópodes e priapulídeos.
CLOROCRUORINA	Ferro	2.750.000	Quatro famílias de poliquetos.

A partir da observação do quadro acima, podemos estabelecer alguns fatos:

O pigmento hemoglobina ocorre em grupos tão distintos como protistas e vertebrados, e ainda tanto em protostômios como em deuterostômios.

Animais do mesmo grupo taxonômico como moluscos e crustáceos podem apresentar dois pigmentos diferentes (hemoglobina ou hemocianina).

Anelídeos poliquetas podem apresentar até três pigmentos diferentes (hemoglobina, hemeritrina, clorocruorina).

Pigmentos menos comuns, como a hemeritrina, podem ocorrer dispersos em vários grupos taxonômicos (poliquetas, sipúnculos, braquiópodes e priapulídeos).

Em função das questões levantadas acima podemos supor que os pigmentos respiratórios devem ter surgido independentes diversas vezes (são homoplásticos), pois o mesmo pigmento ocorre em grupos muito distintos.

Além disso, o fato de os poliquetas apresentarem três dos quatro pigmentos existentes, pode indicar que o caráter “pigmento respiratório” pode ter surgido no ancestral dos anelídeos. Um de seus estados teria surgido inicialmente e, por pequenas mutações, ele teria se modificado nos demais estados dentro do grupo.

Para tentarmos compreender a homoplasia dos pigmentos, basta notar que o peso molecular das hemoglobinas varia muito, o que reforçaria a idéia de um surgimento independente. Este não surpreende se considerarmos a importância adaptativa de uma molécula que aumenta em mais de 20 vezes a capacidade de transporte de oxigênio e o fato de o grupo prostético dos pigmentos respiratórios já ter surgido, ao longo da evolução, com outras funções. Isto ocorre nas citocromo oxidases, inclusive de plantas onde elas fazem parte do sistema de transporte de elétrons na cadeia respiratória. Ou seja, uma molécula com afinidade por oxigênio que tinha outra função celular, adquiriu secundariamente a função de transporte de oxigênio.



Este tipo de adaptação secundária do estado de um caráter é normalmente denominado pré-adaptação.

AFINIDADE PELO OXIGÊNIO DOS PIGMENTOS RESPIRATÓRIOS

Nem todos os pigmentos respiratórios apresentam a mesma afinidade pela molécula de oxigênio. Muitas vezes, o mesmo pigmento pode apresentar afinidades diferentes em espécies diferentes. Além disso, até mesmo os pigmentos de um mesmo indivíduo podem ter afinidades distintas em função das condições químicas e de temperatura do meio interno e externo.

A afinidade é normalmente expressa através de uma curva denominada **curva de dissociação do oxigênio**. Ela caracteriza a afinidade do pigmento pelo oxigênio através de um gráfico (Figura 27.10). No eixo das abscissas, temos a pressão parcial de oxigênio no meio ambiente e, no das ordenadas, a porcentagem de moléculas de pigmento que estão saturadas de oxigênio.

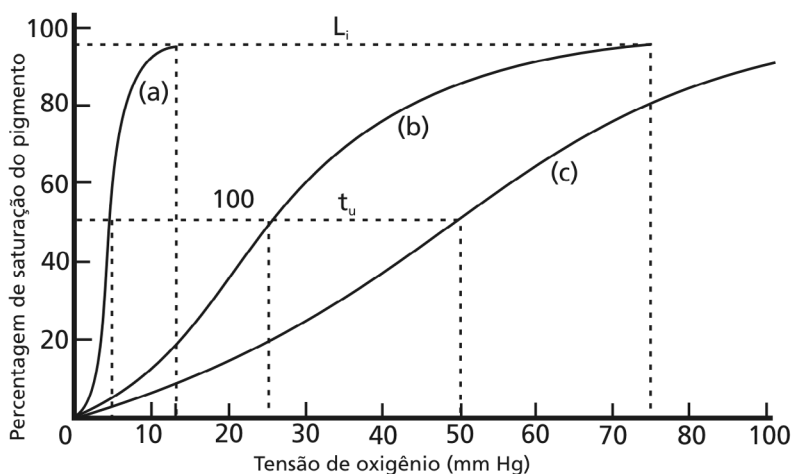


Figura 27.10: Curva de dissociação do oxigênio para diferentes grupos animais: a) anelídeo poliqueta de ambiente entre-marés (*Arenicola* sp.); b) ser humano (*Homo sapiens*); c) pombo.

Uma curva de dissociação, como no caso de *Arenicola* sp. (Figura 27.10.a), indica uma afinidade muito maior, ou seja, o sangue do animal é capaz de se ligar ao oxigênio mesmo quando sua pressão parcial no ambiente é baixa. Uma curva de baixa afinidade ocorre, por exemplo, em pombos (Figura 27.10.c), onde a porcentagem de moléculas saturadas de oxigênio é menor mesmo quando a pressão parcial do meio é grande. Uma forma mais simples de comparar diferentes curvas, sem ter de se preocupar com a sua forma, é considerar o valor da pressão parcial de oxigênio do meio no qual metade das moléculas de pigmentos estão saturadas (50%). Este ponto é usualmente denominado P_{50} .

Afinidades diferentes por oxigênio podem ser interpretadas de diversas formas. Aqui nos limitaremos a apontar aqueles casos em que a afinidade está relacionada ao tipo de ambiente onde vivem os animais. Como exemplo, veremos alguns animais aquáticos e o significado de seus valores de P_{50} .

- **P_{50} alto (baixa afinidade)** – ocorre em formas de ambientes muito oxigenados onde as estruturas respiratórias não oferecem grande resistência à difusão do oxigênio. Nestes casos, a pressão parcial de oxigênio no meio é semelhante à do sangue. São comuns em alguns animais de ambiente aéreos e em animais de ambientes aquáticos muito saturados como as regiões de forte batimento de ondas.

- **P_{50} baixo (alta afinidade)** ocorre também em formas de ambientes bem oxigenados (meio aéreo ou mesmo aquático), mas onde as estruturas respiratórias oferecem uma grande barreira à difusão do oxigênio. Nestes casos, a pressão parcial de oxigênio do sangue é menor que a do meio. Ocorre por exemplo em crustáceos cujas brânquias não permitem uma fácil difusão.

- **P_{50} muito baixo (afinidade muito grande)** ocorre em animais aquáticos que vivem em ambientes muito pobres em oxigênio, como áreas poluídas ou regiões entre-marés (águas paradas durante os períodos de maré-baixa). A alta afinidade permite a esses animais captarem o pouco oxigênio disponível no ambiente. Ocorre em muitos animais que indicam ambientes poluídos organicamente, e, portanto, pobres em oxigênio, como lagos e baías poluídas. Alguns exemplos são oligoquetos tubificídeos e larvas aquáticas de alguns insetos quironomídeos.

A afinidade dos pigmentos também pode variar dentro do mesmo organismo, com os pigmentos apresentando maior afinidade quando em contato com as estruturas respiratórias e menor afinidade quando em contato com os tecidos, liberando assim o oxigênio para estes.

Outras variações ocorrem também quando há mistura de sangue oxigenado, proveniente das estruturas respiratórias, com sangue desoxigenado proveniente dos tecidos. Nesses animais a afinidade é alta enquanto, naqueles em que não há mistura entre os dois tipos de sangue, a afinidade pode ser mais baixa. Entretanto, não nos estenderemos neste tópico que está além dos objetivos propostos na presente aula.

RESUMO

Os sistemas circulatórios surgem como uma necessidade para o transporte interno de oxigênio, devido à sua baixa difusão quando efetuada célula a célula. Nos metazoários pequenos e nos poríferos, como o meio ambiente está a uma curta distância dos tecidos, eles não são necessários. Os animais maiores apresentam sistemas circulatórios na forma de **cavidades corpóreas**, como o celoma e a blastocele, ou de **sistemas vasculares**. Uma maior eficiência no metabolismo ocorre quando o líquido de transporte, ou sangue, corre através dos **sistemas vasculares**. Eles podem ser do tipo **aberto**, onde vasos se abrem em uma cavidade **hemocélica** que banha os tecidos, ou **fechados**, onde o sangue nunca abandona os vasos e a troca de gases e outras moléculas se dá por difusão entre a parede de vasos minúsculos (capilares) e o tecido. Os sistemas abertos não requerem redes vasculares muito complexas, mas são mais lentos no transporte, sendo restritos, na maioria dos casos, a animais de baixo metabolismo e atividade. Os sistemas fechados requerem uma densa e complexa rede de capilares para atingir todos os tecidos, entretanto, sua circulação é mais rápida, ocorrendo em animais de maior metabolismo e maior atividade.

Como o sangue é basicamente composto de água, onde a solubilidade de oxigênio é extremamente baixa (<1%), surgiram, nos diferentes grupos animais, moléculas que se ligam ao oxigênio, podendo transportar uma maior quantidade deste por volume de sangue. Estas moléculas aumentam em mais de 20 vezes a eficiência do transporte, sendo denominadas **pigmentos respiratórios**. São conhecidos quatro tipos diferentes de pigmentos respiratórios nos animais, sendo que todos são muito semelhantes e ocorrem dispersos nos mais diferentes grupos, configurando uma origem provavelmente homoplástica.

A afinidade maior ou menor dos pigmentos pelo oxigênio pode ser observada pela curva de dissociação do oxigênio, a qual pode variar em função de uma série de fatores, incluindo o ambiente onde vive o animal, a mistura ou não, dentro do corpo de sangues oxigenados e desoxigenados, e a barreira à difusão que as estruturas respiratórias podem oferecer às trocas gasosas.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

Suponhamos que você fosse fazer um estudo sobre filogenia dos principais grupos de metazoários. Na etapa de levantamento de caracteres, você incluiria os diferentes tipos de pigmentos respiratórios na sua análise?

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, veremos como os metazoários obtêm oxigênio do meio ambiente para oxidar o alimento absorvido após a digestão no processo de respiração celular.

Excreção e regulação osmótica e iônica

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer os principais produtos de excreção dos animais.
- Discutir as estruturas primárias e secundárias utilizadas no processo de excreção e na regulação osmótica.

Pré-requisitos

Aula 18 – Celoma, Metameria e a diversidade animal.

Aula 27 – Transporte e sistema circulatório.

INTRODUÇÃO

EXCRETAS NITROGENADOS

O termo é aplicado a substâncias produzidas pelo metabolismo celular após a degradação de proteínas. Como são substâncias tóxicas para o organismo, elas devem ser eliminadas de forma eficiente, tornando-se as grandes responsáveis pela eficiência do sistema excretório, embora outros resíduos não tóxicos também façam parte do processo de excreção.

SISTEMA HEMAL E AQUÍFERO

Sistema hidráulico de canais vasculares com múltiplas funções (trocas gasosas, circulação e locomoção).

Uma estrela-do-mar, quando colocada em **água doce**, morre em questão de segundos devido a sua incapacidade de controlar as concentrações internas de solutos.

A excreção pode ser apresentada como um processo biológico ou como um sistema. Como processo, podemos definir excreção como a eliminação de resíduos metabólicos. Entretanto, ela envolve alterações na pressão osmótica interna das células, tecidos ou corpo do animal. Esse processo está intimamente associado à manutenção de concentrações apropriadas de solutos e de um volume corpóreo adequado.

Como sistema, podemos defini-la como o conjunto de estruturas responsáveis pela eliminação dos resíduos derivados do metabolismo celular. Entre os principais resíduos encontramos o gás carbônico, o qual, por ser um gás, já foi discutido na aula de trocas gasosas. Portanto, consideraremos como sistemas excretórios apenas aqueles responsáveis pela eliminação dos demais resíduos, principalmente, os tóxicos como os **EXCRETAS NITROGENADOS**.

A manutenção do volume corpóreo adequado e da concentração de solutos, embora seja realizada pelas mesmas estruturas excretórias, será apresentada separadamente no item **regulação osmótica**.

ESTRUTURAS EXCRETÓRIAS E DE REGULAÇÃO OSMÓTICA

Alguns metazoários, como os cnidários e os equinodermos, não apresentam qualquer estrutura excretória. A eliminação de excretas se dá diretamente através da cavidade gastrovascular (cnidários) ou do **SISTEMA HEMAL E AQUÍFERO** (equinodermos) ou, ainda, pela própria superfície corporal. Com a ausência de estruturas excretórias, a regulação da concentração interna de solutos (que será vista mais adiante) também fica prejudicada. Não é por acaso que estes animais são formas tipicamente marinhas, onde a concentração do meio é semelhante a dos tecidos, e são incapazes de sobreviver em ambientes de **água doce**. A famosa hidra, hidrozoário de água doce, é uma exceção. Ela é hipertônica em relação ao meio e ganha água por osmose. No entanto, não se tem conhecimento de como ela elimina o excesso de água.

Nos demais animais, podemos encontrar diversos tipos de estruturas excretórias, algumas com esta função e outras que apresentavam primariamente uma outra função (reprodução, trocas gasosas etc.) e adquiriram a função excretória secundariamente.

Vacúolos

As esponjas (poríferos) de água doce apresentam mecanismos de controle da concentração interna de solutos em nível celular. Elas apresentam **vacúolos contráteis**, assim como os protistas, evidenciando a manutenção de uma característica plesiomórfica no grupo. O mecanismo de funcionamento dos vacúolos ainda não é claro, mas alguns deles conseguem manter internamente concentrações osmóticas muito menores que as do citoplasma circundante, funcionando, portanto na eliminação do excesso de água que entra por difusão nas células da esponja.

Estruturas excretórias e de regulação osmótica primárias

As estruturas excretórias, aqui denominadas primárias, são aquelas que têm uma origem ectodérmica, ou seja, são uma invaginação corpórea cujo papel primário é eliminar resíduos e controlar a concentração de solutos. Muitos nomes foram dados para estruturas similares e provavelmente homólogas, fazendo crer que existe uma grande diversidade de estruturas excretórias, o que não corresponde à realidade.

As principais estruturas primárias, encontradas nos animais, são: protonefrídio, metanefrídio, túbulo de Malpighi e rim.

Protonefrídio

Os **PROTONEFRÍDIOS** são tubos cuja extremidade interna ao corpo é fechada e provida de um flagelo ou de vários cílios, muitas vezes denominados solenócitos e células-flama ou células-chama, respectivamente. O batimento dos cílios ou flagelos cria uma pressão interna negativa que faz com que os líquidos corpóreos sejam sugados através de uma membrana em um mecanismo de ultrafiltração, onde íons dissolvidos passam pela membrana e as moléculas em suspensão ficam retidas.

Os protonefrídios ocorrem em animais que não apresentam cavidade celomática, como na maioria dos acelomados (platelmintos e nemertíneos) e nos pseudocelomados.

PROTONEFRÍDIO

Protonefrídios - do grego *Prôto* = primário + *Nephros* = rim.

Alguns autores consideram que os protonefrídios de **protocordados** são, na realidade, homoplásticos e, portanto, uma convergência devido à função. Embora não possa ser descartada a hipótese de se tratar de um carácter plesiomórfico, devido ao fato de manterem uma estrutura tipicamente larval.

Também em alguns celomados de pequeno tamanho (anelídeos poliquetas), na maioria das larvas de metazoários marinhos, cujos adultos têm metanefrídio, e em adultos de anfioxos (**protocordados**). Geralmente são encontrados em grande número (**Figura 28.1**), drenando os espaços extracelulares ou a blastocele desses animais.

Pense no seguinte caso.

Um animal celomado de grande volume corpóreo com protonefrídio? Isso seria viável?

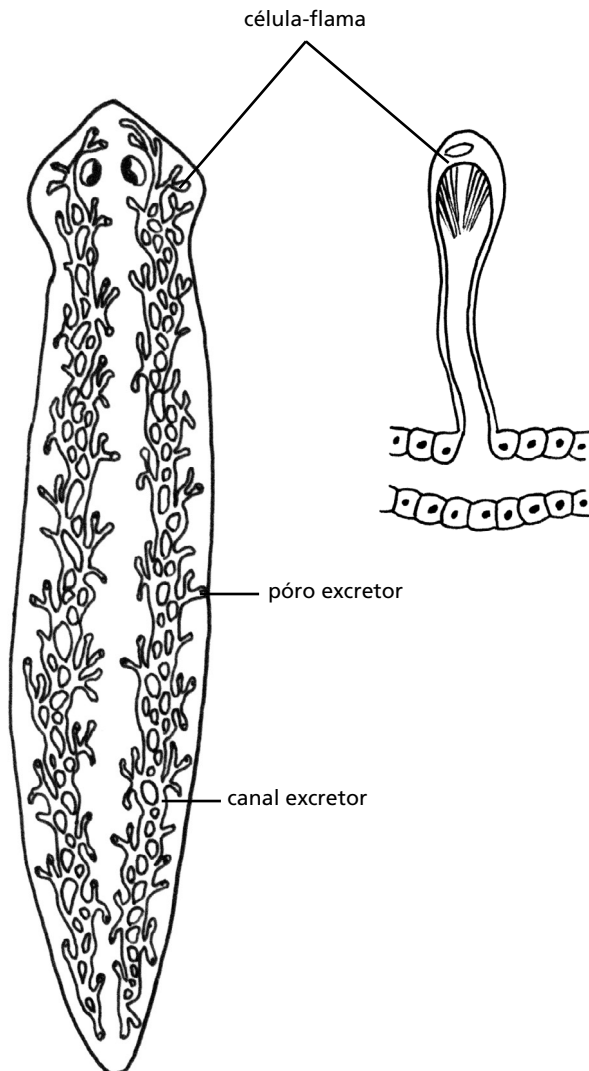


Figura 28.1: Protonefrídio de planária.

Metanefrídio

Os **METANEFRÍDIOS** também são tubos que ligam o meio interno do corpo ao meio externo. São provavelmente originados de protonefrídios que se abriram internamente. A abertura externa é denominada nefridi-óporo e a abertura interna, nefróstoma. Esta, geralmente, tem forma de um funil ciliado (**Figura 28.2**). O batimento dos cílios puxa os líquidos internos para o tubo metanefridial e os elimina para fora do corpo.

Por serem abertos, os metanefrídios não efetuam a ultrafiltração de líquidos, mas sim a reabsorção ativa de substâncias dissolvidas, principalmente íons, através de seus longos tubos. O fato de serem abertos se deve, provavelmente, à sua maior capacidade de drenagem, comparada à dos protonefrídios. Os metanefrídios são encontrados apenas naqueles animais que têm uma cavidade verdadeira, os celomados.

Agora pense nesta outra situação.

Um animal acelomado com metanefrídio? Isso também seria viável?

METANEFRÍDIOS

Do grego *Metá* = posterior, secundário.

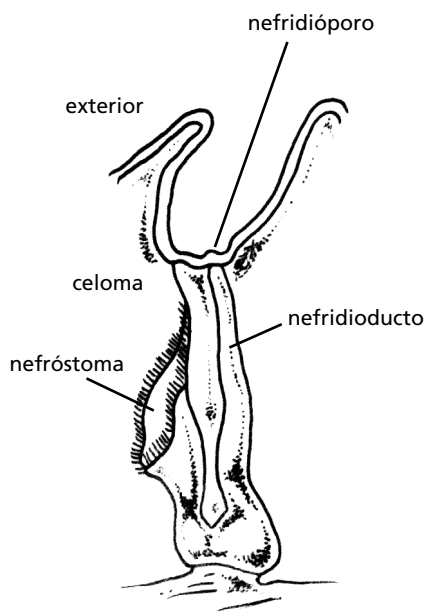


Figura 28.2: Metanefrídios de anelídeos.

Túbulo de Malpighi

Em insetos e em alguns aracnídeos, o sistema excretório é do tipo secretor e consiste de túbulos de origem ectodérmica, que desembocam entre as porções média e posterior do intestino, denominados **túbulos de Malpighi**. Sua extremidade interna termina em fundo cego (é fechada) e situa-se na cavidade hemocelomática. O potássio, os uratos e outros solutos são secretados ativamente para o seu interior e a água atravessa passiva por osmose. No interior do túbulo, os uratos são mantidos em solução e passam para o tubo digestivo. No intestino posterior, o potássio, a água e grande parte dos solutos são reabsorvidos pelas glândulas retais e o ácido úrico é precipitado, sendo expelido juntamente com as fezes (Figura 28.3). Nos insetos, o número de túbulos de Malpighi pode variar de 2, na cochonilha (*Coccidae*), a cerca de 250, no gafanhoto do deserto (*Acrididae*), sendo ausente em pulgão (*Aphididae*) e *Collembolla*.

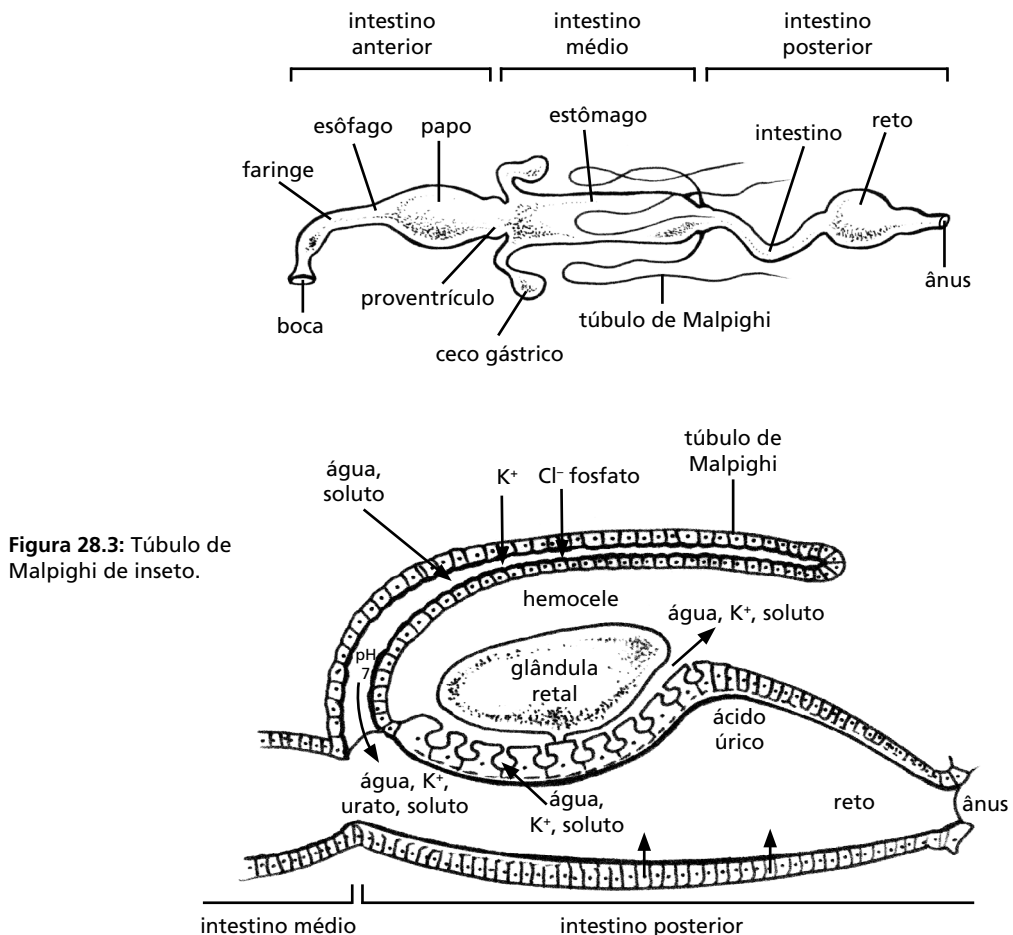


Figura 28.3: Túbulo de Malpighi de inseto.

Por ser muito insolúvel, o ácido úrico pode ser, temporariamente, armazenado nos corpos adiposos de muitos insetos. Por exemplo, a barata acumula grandes quantidades de ácido úrico quando sua dieta é rica em nitrogênio, mas esse estoque diminui quando é pobre nesta substância. O ácido úrico também forma depósitos permanentes na epiderme dos insetos. Este acúmulo contribui com o seu padrão de coloração, como por exemplo, as manchas brancas das ninfas (formas imaturas) do percevejo do gênero *Dysdercus*.

Rim

As estruturas excretórias são similares em todos os vertebrados e são denominadas rins. Funcionando pelo princípio de filtração-reabsorção, eles conseguem filtrar grandes volumes de fluidos, reabsorvendo mais de 90% desse volume e excretando cerca de 1% como urina. Somente alguns actinopterígeos marinhos que vivem em ambientes estáveis apresentam um rim do tipo secretor, como o dos insetos.

O rim é formado por um número variado de diminutos túbulos, denominados **néfrons**, que se unem por um sistema de ductos (**Figura 28.4**). Sua função é a remoção do excesso de água, de sais, de metabólitos e de substâncias estranhas ao sangue.

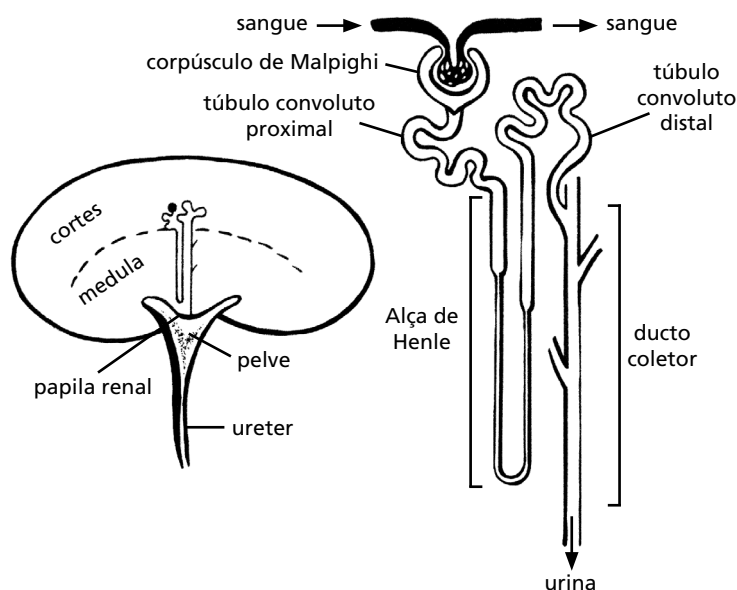


Figura 28.4: Rim de um mamífero (Schmidt-Nielsen, 1996).

Na extremidade interna de cada néfron, denominada **corpúsculo de Malpighi**, ocorre a integração entre o sistema circulatório e o excretório (Figura 28.5). Ela é constituída por um **glomérulo**, aglomerado de capilares arteriais porosos e enovelados (sistema circulatório), e uma cápsula, denominada **cápsula de Bowman**, parte interna do túbulo. O glomérulo é envolto pela cápsula que tem forma hemisférica e é formada por uma dupla camada. Sua camada interna está intimamente aderida aos capilares e funciona como um filtro. A pressão sanguínea arterial impele o fluido através das finas paredes dos capilares do glomérulo para a cápsula de Bowman; formando um ultrafiltrado, composto por sangue sem suas células e as moléculas maiores.

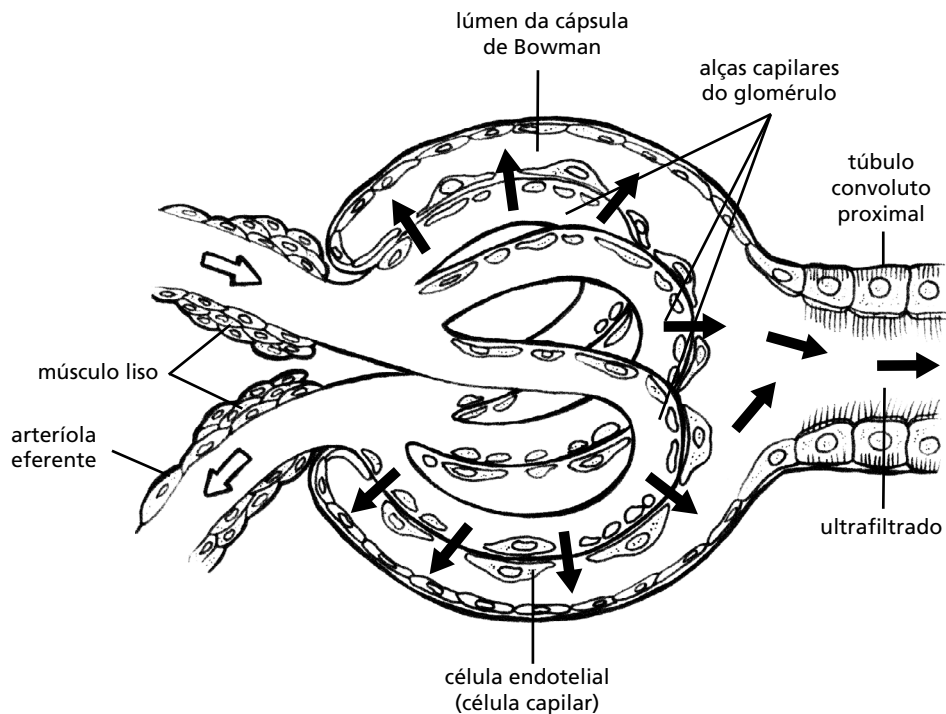


Figura 28.5: Detalhe do corpúsculo de Malpighi típico de um mamífero (Pough et al., 2003).

O corpúsculo de Malpighi continua através do **túbulo convoluto**, que pode atingir um comprimento considerável (Figura 28.6). Dentro dele, o fluido é modificado pela reabsorção dos metabólitos essenciais (glicose, aminoácidos etc.) e da água. As porções proximal e distal do túbulo convoluto de mamíferos e aves são separadas por uma alça delgada, denominada **alça de Henle**. Esta alça é a região responsável pela formação de uma urina mais concentrada que o plasma sangüíneo. Como os néfrons dos demais vertebrados (tubarões, sardinhas, pererecas, cobras etc.) não têm essa alça, sua urina não é mais concentrada que o seu plasma sangüíneo.

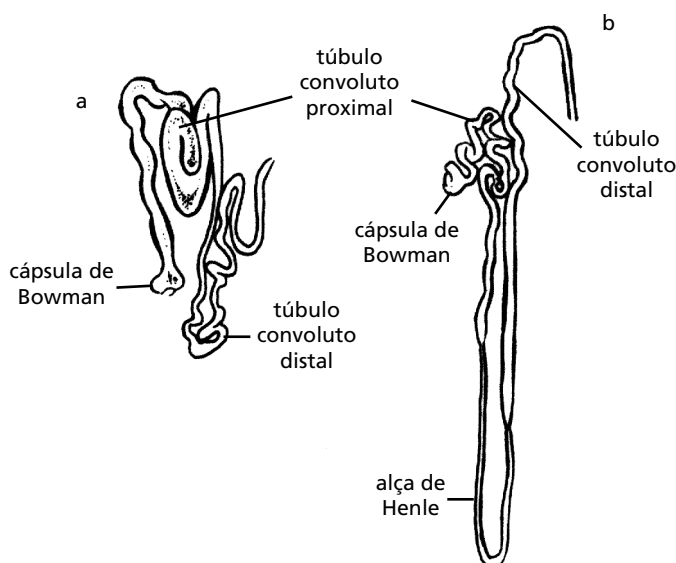


Figura 28.6: Tipos de néfrons: a) de anfíbio; b) de mamífero.

Nos vertebrados, como por exemplo, tubarões (condrictes), sardinhas (actinoptérigio), pererecas (anfíbio) etc. a urina passa do rim para um ducto de origem mesodérmica, denominado **ducto arquinéfrico**. Nos vertebrados **AMNIOTAS** adultos, a urina é coletada em cada rim por um ducto, denominado **ureter**, que se origina da base do ducto arquinéfrico. Antes de se abrir para o exterior, o ducto urinário, de um lado, une-se ao ducto do lado oposto. Esta junção ocorre próximo à cloaca.

AMNIOTA

Grupo de animal vertebrado (aves, mamíferos e demais répteis) cujo embrião se desenvolve dentro de uma membrana denominada âmnio. Ela forma o saco ou cavidade amniótica, na qual está contido o líquido amniótico, destinado a conservar úmido o embrião e protegê-lo contra choques e adesão.

Uma bexiga urinária surgiu apenas nos tetrápodes, embora alguns dos condrites e dos actinoptérios apresentem dilatações em seus ductos urinários para armazenar urina. Dentre os tetrápodes amniotas, somente os mamíferos mantiveram a bexiga urinária, nos demais ela foi perdida. Na maioria dos vertebrados, os órgãos urinários, reprodutores e alimentares chegam ao exterior por meio de uma única abertura, denominada **cloaca**.

Estruturas excretórias e de regulação osmótica secundárias

As estruturas excretórias secundárias, celomoduto e brânquia, têm origem endodérmica, ou seja, a partir de tecidos internos e crescem para fora. Embora participem respectivamente da reprodução e da respiração, elas desenvolveram secundariamente a função de eliminar excretas e controlar a concentração de solutos.

CELOMODUTO

Diversos autores denominam nefrídios estas estruturas excretórias de moluscos e artrópodes. No entanto, segundo sua origem embrionária, eles devem ser considerados como celomodutos que adquiriram a capacidade excretória secundariamente.

Celomoduto

Os **CELOMODUTOS** são estruturas de origem mesodérmica e não ectodérmica como os proto e metanefrídios. Apresenta função reprodutiva, sendo formada por um tubo que liga, primariamente, o celoma dos anelídeos com o meio externo para expulsão de gametas. Em alguns anelídeos, eles se fundem aos metanefrídios formando uma estrutura única, de origem mista, denominada mixonefrídio, com função excretória e reprodutiva (**Figura 28.7**).

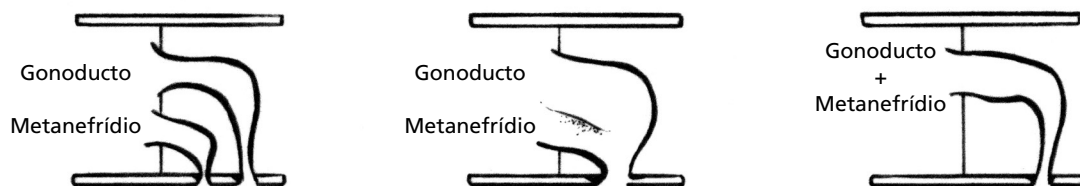


Figura 28.7: Origem dos mixonefrídios de anelídeos através da fusão dos metanefrídios e celomodutos.

Os celomodutos parecem ter se mantido em diversos grupos como em moluscos, onicóforos e diversos artrópodes. Eles ligam o meio externo a uma cápsula interna, que representa o resquício de celoma destes animais. Historicamente, tais estruturas eram denominadas nefrídios e recebem nomes especiais como **glândulas coxais**, **glândulas antenais**, **glândulas verdes**, entre outros, dependendo da posição que ocupam no corpo.

A **Figura 28.8** mostra a tendência de redução no número de celomodutos, com a perda da metameria. Alguns mantendo a função excretória e outros se tornando estruturas reprodutivas. Com isso, o resquício de celoma que fecha a parte interna dos celomodutos funciona como um órgão de filtração dos líquidos internos, desempenhando uma função semelhante a dos protonefrídios de ultrafiltração e reabsorção.

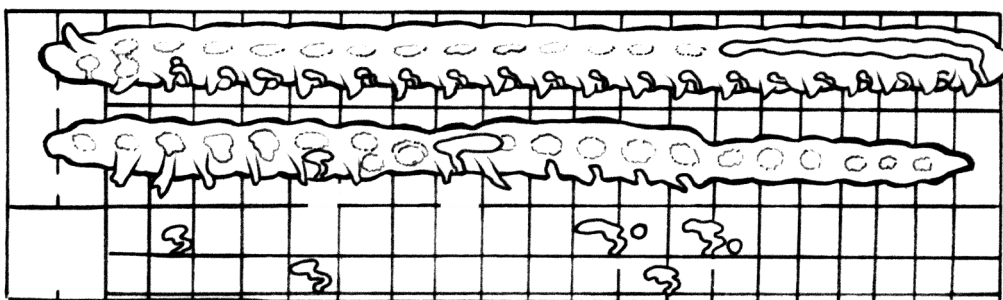


Figura 28.8: Diagrama mostrando os celomodutos excretórios e genitais de onicóforos, aracnídeos, crustáceos e insetos.

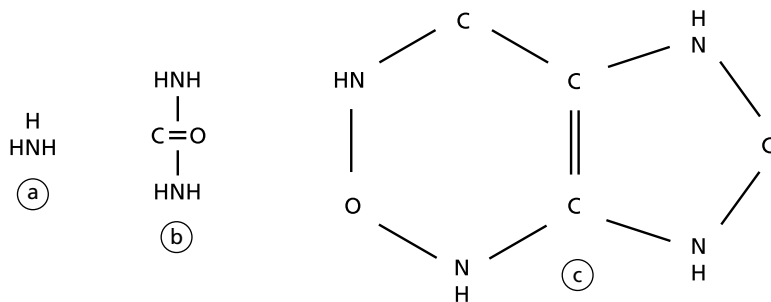
Brânquia

Em crustáceos e diversos vertebrados aquáticos, onde as paredes do corpo são impermeáveis ou pouco permeáveis à água, a brânquia é a única via de entrada e saída de íons ou excretas. Por serem estruturas muito delgadas, elas adquirem secundariamente a função de estruturas excretórias. Em crustáceos, enquanto os celomodutos (glândulas verdes ou antenais) funcionam na eliminação de excretas nitrogenados, as brânquias acumulam funções de excreção e regulação osmótica. O mesmo ocorre em condrictes e actinoptérígios, como veremos mais adiante nos mecanismos de regulação osmótica.

PRODUTOS DE EXCREÇÃO

A excreção envolve a eliminação de resíduos metabólicos, principalmente os resultantes da degradação de proteínas como o nitrogênio. Conforme o ambiente onde os animais vivem, o nitrogênio pode ser eliminado de diferentes formas.

Vamos apresentar aqui os três principais excretas nitrogenados e discutir as principais conseqüências de sua eliminação nos diferentes grupos animais, nos ambientes marinho, de água doce e aéreo. Os excretas nitrogenados mais comuns são **amônia**, **uréia** e **ácido úrico** (Figura 28.9). As aranhas excretam **guanina**, um composto muito semelhante ao **ácido úrico**, sendo provavelmente derivado deste.



	<i>Amônia</i>	<i>Uréia</i>	<i>Ácido Úrico</i>
C/N	0	0,5	1,2
Calor de combustão	378	638	1932
Toxicidade	***	**	*
Necessidade de água	***	**	*

Figura 28.9: Estrutura da molécula dos principais excretas nitrogenados e suas respectivas solubilidades em água, toxicidade e valor energético: a) amônia; b) uréia; c) ácido úrico.

Amônia

A amônia é o resíduo mais facilmente produzido após a degradação das proteínas. Como você pode observar na **Figura 28.9**, ela é composta basicamente de nitrogênio e hidrogênio, não desperdiçando átomos de carbono na sua eliminação. Entretanto, devido ao nitrogênio estar relativamente livre, ela é extremamente tóxica e solúvel em água. A excreção de amônia requer um grande volume de água e é o excreta mais comum na maioria dos animais aquáticos, visto que a água não é problema no ambiente onde vivem.

Alguns animais aéreos, como tatuzinhos-de-jardim, minhocas, lacraias e gongolos, ainda excretam amônia, sendo esse um dos motivos que os tornam muito dependentes de ambientes úmidos.

Uréia

Por ser uma molécula mais complexa, a uréia representa um custo maior na sua produção e desperdiça alguns átomos de carbono e alguma energia na sua eliminação (**Figura 28.9**). Sua solubilidade é menor do que a da amônia, assim como sua toxicidade. É um produto de excreção bem adaptado aos animais do meio aéreo, nos quais o acesso à água não chega a ser um grande problema, tais como anfíbios e muitos mamíferos, incluindo os seres humanos. Embora ocorra também em tubarões e raias marinhas, neles representa uma estratégia de regulação osmótica (como veremos no tópico mais adiante).

A excreção de uréia em mamíferos parece estar associada ao surgimento da placenta. A urina, menos tóxica e solúvel em água, pode passar do embrião para o organismo materno que a elimina através de seus rins.

Ácido úrico

Muito mais complexo do que os demais excretas nitrogenados, o ácido úrico é uma molécula de uma purina (como a guanina dos aracnídeos). Sua formação requer diversos átomos de carbono e oxigênio, o que significa um desperdício ainda maior de energia na sua eliminação. Entretanto, requer pouquíssima água na sua excreção, tendo ainda uma toxicidade muito baixa. É o produto de excreção dos gastrópodes terrestres, mas principalmente de animais que apresentam **OVOS CLEIDÓICOS** como insetos, aves e “répteis”. Por esta razão, você nunca viu um passarinho ou uma galinha fazendo “xixi”; o ácido úrico acaba saindo junto com as fezes (observe, nas fezes destes animais, uma porção mais esbranquiçada ou acinzentada, ela é o ácido úrico).

OVO CLEIDÓICO

Tipo de ovo que tem uma membrana permeável aos gases, mas impermeável à água, como no caso do ovo da galinha. Na verdade, o que chamamos ovo de galinha não é um ovo, mas um óvulo não fecundado. Bem, isto é outra história.



Imagine um pintinho dentro de seu ovo excretando uréia. Ele morreria afogado ou intoxicado pela própria urina.

A relação entre a excreção do ácido úrico e a presença de ovos cleidóicos sugere a seguinte origem evolutiva para o ácido úrico: sendo esse tipo de ovo impermeável aos líquidos, os embriões não poderiam sobreviver se excretassem uréia, que é mais tóxica e requer água, ou amônia, que requer ainda mais água e é bem mais tóxica que a uréia. Estes embriões desenvolveram a capacidade de produção de ácido úrico em grandes quantidades e a mantiveram até sua fase adulta. Isso permite a eles uma independência ainda maior da água, se comparados aos animais que excretam uréia, como se pode observar na grande variedade de ambientes explorados pelos insetos e no hábito de algumas serpentes e lagartos muito comuns em desertos.

Embora os animais possam ser denominados **amonotélicos**, **ureotélicos** ou **uricotélicos**, devemos lembrar que tal nomeação ocorre em função do produto de excreção predominante. Por exemplo, a urina humana é basicamente uréia, mas tem também pequenas quantidades de amônia e de ácido úrico.

REGULAÇÃO OSMÓTICA

Regulação osmótica é a capacidade que os animais possuem, em maior ou menor grau, de manter a concentração interna de solutos e um volume interno adequado. Obviamente, ela depende do meio onde os animais vivem. Por exemplo, as concentrações de íons dissolvidos na água salgada são muito similares às das células e tecidos dos animais, o que de certa forma, confirma a sua possível origem marinha.

Assim, considerando que tais animais estão em equilíbrio osmótico com o meio, isto é, as concentrações sendo iguais dentro e fora do seu corpo, não há pressão osmótica em nenhum dos sentidos. Neste caso, dizemos que o animal é isosmótico em relação ao meio.

O fato de um animal ser isosmótico (Figura 28.10), não significa que não exista troca de íons; isto é, mesmo apresentando as mesmas concentrações internas e externas, alguns íons são mais concentrados de um lado ou de outro, o que requer um fluxo constante. Entretanto, do ponto de vista osmótico, eles estão no que chamamos um equilíbrio dinâmico, onde a taxa de entrada e de saída de íons se compensam.

Quando o animal está em ambientes mais diluídos, como mangues e estuários (ambientes de água salobra), e principalmente quando vive em água doce, diz-se que o animal é **hiperosmótico** em relação ao meio. Nesses ambientes, há uma pressão para a entrada de água para dentro do corpo do animal, onde a concentração de íons dissolvidos é maior.

Quando o animal vive em um ambiente muito salgado, como por exemplo na Lagoa de Araruama (RJ), diz-se que o animal é **hiposmótico** em relação ao meio. Nesse caso, há uma tendência de perda de água dos fluidos internos do corpo, pois a concentração interna de íons dissolvidos é menor (Figura 28.10).

Controle da concentração osmótica

Se não houver qualquer mecanismo de controle nos animais hipo e hiperosmóticos, eles podem morrer quando condições adversas se mantiverem por um tempo prolongado. Para alguns animais, como os que vivem em regiões entre mares, tais condições são periódicas e de curta duração. Por exemplo, na maré alta, eles ficam submersos e as condições são, então, isosmóticas. Na maré baixa, eles ficam fora d'água e, se houver muita evaporação, a pequena quantidade de água retida por eles se torna mais salgada. Por outro lado, ainda na maré baixa, se o animal viver próximo à foz dos rios ou se chover no período, a água fica menos salgada (meio mais diluído) devido ao grande aporte de água doce. Em geral, esses animais suportam tal condição periódica e são denominados **osmoconformadores**. Nos casos em que a condição é permanente, como nas porções mais internas dos estuários, na água doce ou nas lagunas hipersalinas, o animal requer algum mecanismo de controle, e são, então, denominados **osmorreguladores**.

De maneira geral, todo animal tem alguma capacidade de controle, nem que seja apenas em condições extremas. Por isso, existe um contínuo entre a situação de conformação total e a de regulação total. Você pode visualizar isso na **Figura 28.10**, onde mostramos as concentrações osmóticas internas dos líquidos corpóreos (ordenadas) quando o animal em questão é submetido a concentrações diferentes do meio (a concentração média da água do mar encontra-se apontada por uma seta).

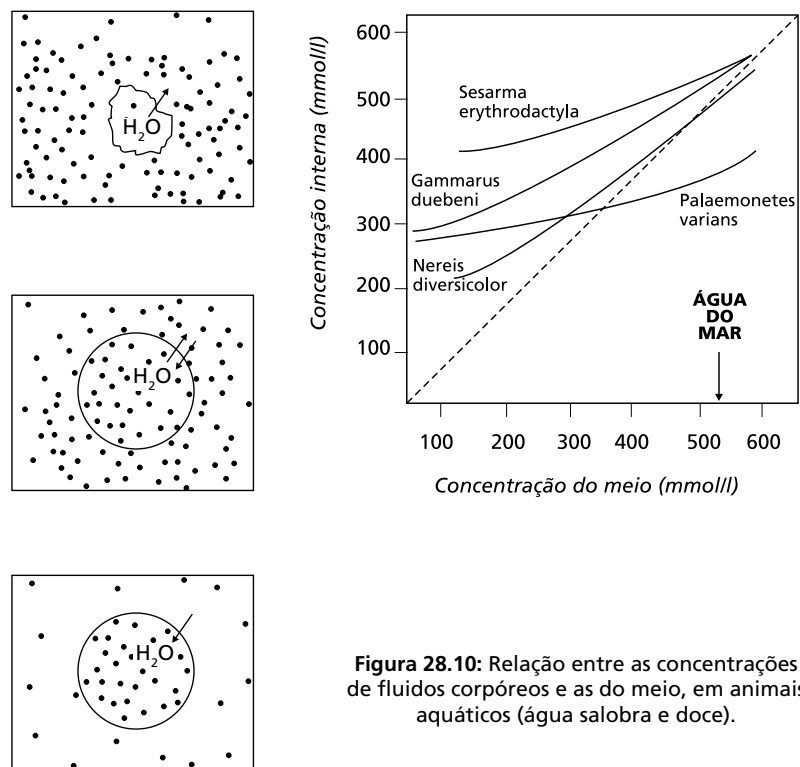


Figura 28.10: Relação entre as concentrações de fluidos corpóreos e as do meio, em animais aquáticos (água salobra e doce).

Observando a figura, podemos fazer algumas considerações:

- Alguns animais, como o poliqueta *Nereis diversicolor*, se aproximam muito do hábito osmoconformador, com sua concentração interna praticamente acompanhando a do meio, exceto nos níveis extremamente baixos de diluição.
- O crustáceo marinho *Gammarus obtusus* apresenta uma forte capacidade reguladora, mudando pouco a concentração interna de seus fluidos, apesar da grande variação.
- Todas as espécies de água doce regulam em algum nível. Entretanto, repare que seus níveis máximos estão quase sempre abaixo da concentração da água do mar, indicando que a longa história evolutiva destes grupos neste ambiente, tornou os fluidos de tais animais mais diluídos do que os de seus ancestrais marinhos.
- *Palaemonetes varians*, um lagostim marinho, é um excelente osmorregulador. Observe que ele se apresenta hiposmótico em relação à água do mar, tendo de se regular constantemente, ao contrário da maioria das formas marinhas. Este fato sugere, como já constatado por estudos filogenéticos, que os *Palaemonetes* descendem de ancestrais de água doce, sendo um típico caso de reinvasão do ambiente marinho.

Mecanismos de regulação osmótica

Se não houver qualquer mecanismo de regulação, os animais hipo e hiperosmóticos estarão sujeitos ao inchamento ou encolhimento, devido ao ganho ou perda de água. Neles existem estratégias de regulação que conseguem manter uma concentração osmótica adequada. Estas, por sua vez, requerem um gasto de energia considerável, pois envolvem mecanismos como a reabsorção ativa mesmo contra um gradiente de difusão.

As principais estratégias encontradas nos metazoários são melhor estudadas em animais de água salobra ou doce, que são hiperosmóticos em relação ao meio. São elas: a impermeabilização da superfície corpórea; a reabsorção ativa; o incremento no número e no comprimento dos tubos nefridiais ou dos celomodutos; o esqueleto hidrostático e a reabsorção ativa.

Impermeabilização

Como boa parte da absorção de água se dá pela superfície corpórea, muitos metazoários aquáticos apresentam uma superfície impermeabilizada que impede a entrada de água doce ou salobra quando eles são hiperosmóticos. Esta estratégia é comum em crustáceos, em actinoptérígios e em condrictes. Em crustáceos, pode-se notar as diferentes permeabilidades de seus exoesqueletos em função do ambiente em que vivem, conforme observado na Figura 28.11.

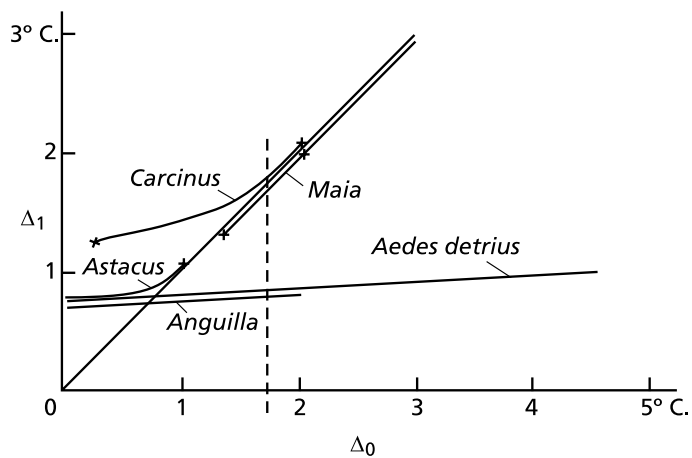


Figura 28.11: Permeabilidade de diferentes crustáceos decápodes e hábito de vida de cada espécie.

A impermeabilização pode ocorrer também em metazoários desprovidos de exoesqueletos, os quais tendem a acumular íons de potássio na parede do corpo, um processo de reabsorção ativa que diminui a permeabilidade da parede.

Alongamento e incremento no número de nefrídios ou celomodutos

Esta é a adaptação mais comum entre metazoários. Uma simples comparação das formas estritamente marinhas com as formas de água doce mostra que as últimas têm um número muito grande de nefrídios e que eles apresentam seus túbulos alongados formando uma série de alças que tendem a aumentar a superfície de reabsorção de íons antes da eliminação da urina (Figura 28.12). Assim, estes animais produzem, em geral, uma urina hipotônica em relação aos líquidos internos do animal, evitando a perda excessiva de íons.

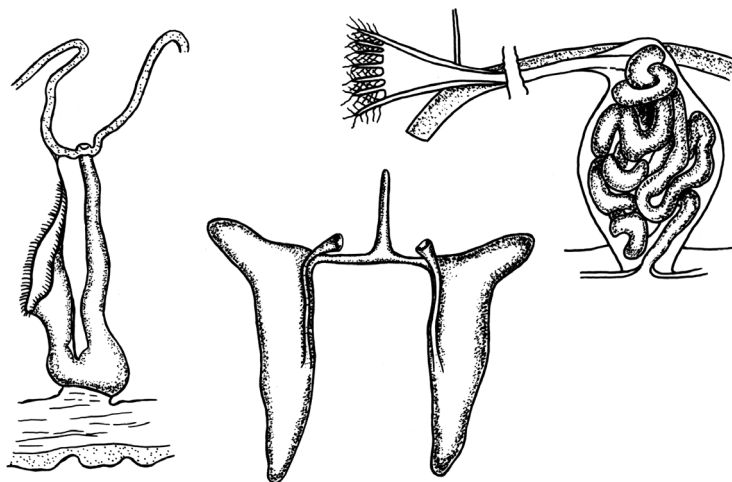
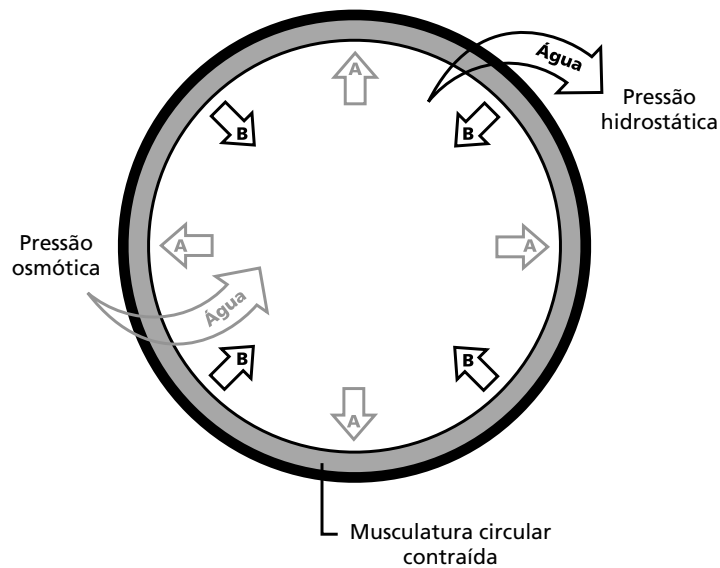


Figura 28.12: Nefrídios e celomodutos alongados.

Esqueletos hidrostáticos

As formas cuja permeabilidade da parede do corpo ainda é um problema, como alguns anelídeos ou pseudocelomados, mantêm o esqueleto hidrostático com sua musculatura em constante contração. Com isso, os líquidos das cavidades internas ficam sob uma pressão maior que o meio externo. Assim, a entrada de água de fora para dentro do corpo, por pressão osmótica, tem de enfrentar uma pressão hidrostática contrária, conforme pode ser observado na **Figura 28.13**.



- A- Força exercida pela pressão osmótica.
B- Força exercida pela pressão hidrostática.

Figura 28.13: Pressões hidrostática e osmótica agindo em metazoário de água doce ou salobra.

Reabsorção ativa

A reabsorção ativa se dá ao longo dos nefrídios, celomodutos ou brânquias. Ela ocorre nos metanefrídios e celomodutos de todas as formas de água doce, ou nas brânquias, como nos crustáceos.

Entre os vertebrados, um bom exemplo pode ser observado quando se compara um actinoptérigio marinho e um de água doce (**Figura 28.14**). O marinho é hiposmótico em relação ao meio, isto é, o mar tem muito mais íons dissolvidos do que seu corpo, o qual tende a perder água por difusão.

Assim, ele engole água do mar em grandes quantidades e, como esta é salgada, ele tem de eliminar o excesso de íons. A eliminação é efetuada pelas brânquias de forma ativa, isto é, com gasto energético, já que o seu rim não produz urina hipertônica. (**Figura 28.14.a**).

O actinoptérigio dulciaquícola é hiperosmótico e, como os demais metazoários, tende a ganhar água. Neles, as brânquias excretam amônia, mas reabsorvem íons ativamente, assim como os rins, que produzem uma quantidade muito grande de urina (no caso amônia), bastante diluída em relação ao corpo (**Figura 28.14.b**).

Os condrites são diferentes. Eles excretam uréia e suas brânquias, embora impermeáveis a ela, reabsorvem ativamente íons. Como sua concentração de íons é menor do que a da água do mar, eles armazenam grande quantidade de uréia em seus rins para manter uma pressão osmótica similar à do meio marinho, produzindo pouca urina. Eles conseguem manter níveis de uréia 100 vezes maior que os mamíferos, quantidade esta que não poderia ser suportada por outros vertebrados (**Figura 28.14.c**).



Este acúmulo de uréia em cações e raias é o responsável pelo forte cheiro de urina que se sente quando eles são mantidos fora de água em mercados de peixes. Procure observar a diferença de cheiro entre eles e os actinoptérigios da próxima vez que for a um mercado.

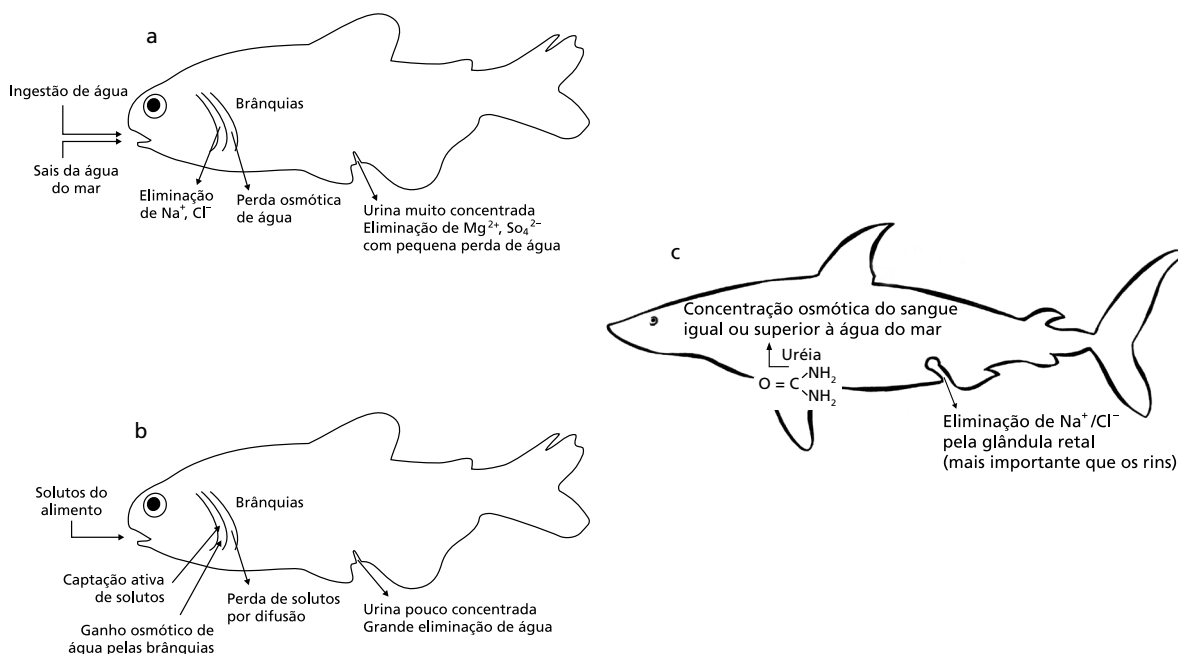


Figura 28.14: Excreção e regulação osmótica em: a) actinoptérigios marinhos; b) de água doce e c) condrites.

RESUMO

O processo de excreção envolve a eliminação de resíduos metabólicos. Geralmente, os denominados sistemas excretórios são responsáveis pela eliminação de resíduos nitrogenados, que são tóxicos, pelo controle da concentração interna de solutos e pela manutenção de volume corpóreo. Estas duas últimas funções também são denominadas regulação osmótica. As estruturas excretórias podem ser de dois tipos: as primárias, que têm função original de excreção e osmorregulação, como **protonefrídios, metanefrídios e túbulos de Malpighi**; as secundárias, que têm uma função original diferente como, por exemplo, trocas gasosas ou reprodução, adquirindo depois a função excretora ou osmorregulatória, como é o caso dos **celomodutos e brânquias**. Os produtos da excreção (excretas nitrogenados) mais comuns nos animais são: **amônia** (tóxica e altamente solúvel) principalmente em animais aquáticos; **uréia** (menos tóxica e menos solúvel) que requer um custo energético extra para ser produzida, sendo comum em vertebrados terrestres, como mamíferos, anfíbios, e em condrictes marinhos; **ácido úrico** (baixíssima toxicidade) é excretado praticamente na forma sólida, sendo comum em gastrópodes terrestres e em animais com **ovos cleidóicos** como insetos, aves e “répteis”.

A manutenção de um equilíbrio osmótico interno e, conseqüentemente, de um volume adequado do corpo dependem muito do meio em que os animais vivem. Em geral, metazoários marinhos estão em equilíbrio com o meio. Entretanto, os vertebrados apresentam líquidos corpóreos mais diluídos devendo reabsorver água e excretar sais através de suas brânquias ou rins. Todos os metazoários de água salobra ou água doce são hiperosmóticos em relação ao meio, tendo de eliminar água e reabsorver sais. Em vertebrados aquáticos, como actinoptérígios, isto se dá pela excreção de água através de uma urina muito diluída e da reabsorção ativa de sais pelas brânquias.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

Você lembra as duas questões que fizemos durante a aula?

1. Um animal celomado de grande volume corpóreo com protonefrídio?
Isso seria viável?
2. Um animal acelomado com metanefrídio? Isso também seria viável?
Agora é o momento de desenvolvê-las.

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula veremos a evolução do sistema de transmissão de informações entre partes do corpo dos metazoários, também denominado sistema nervoso.

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Conhecer a evolução do sistema de informação entre as partes do corpo de um animal denominado sistema nervoso.
- Relacionar o grau de complexidade do sistema nervoso com o hábito de vida dos diferentes animais.

Pré-requisitos

Aula 16 – Arquitetura animal. Parte II.

INTRODUÇÃO

O funcionamento do corpo de um animal depende, de alguma forma, de um sistema de comunicação entre as suas células e tecidos. A comunicação pode se dar pela própria deformação das células ou pode ocorrer através de células especiais cuja função é apenas a transmissão de informação. O grau de complexidade destas células acarreta uma maior velocidade na transmissão de informações e está diretamente relacionado ao hábito de vida do animal. Um animal sésil, por exemplo, lida com um número de informações muito menor do que um animal predador e com grande capacidade de locomoção. Este tem à sua disposição um ambiente que varia muito rapidamente, além de necessitar de uma coordenação melhor das diferentes partes do corpo.

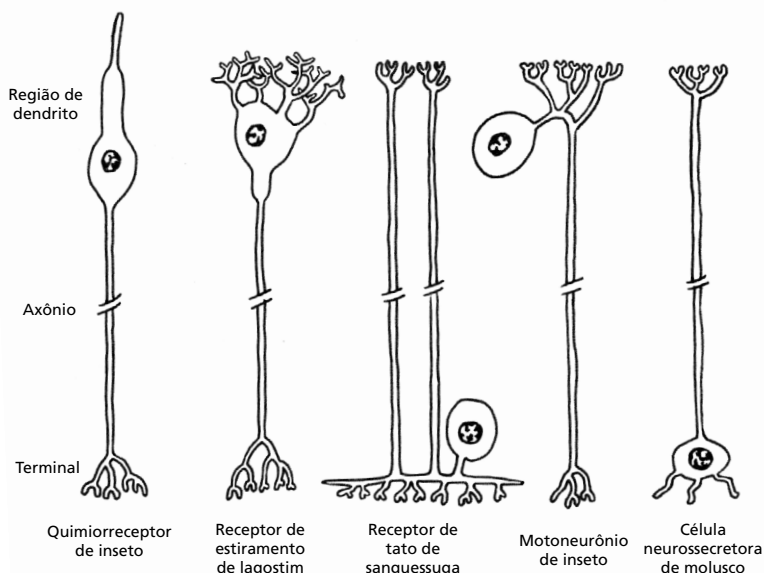
Não é por acaso que o sistema nervoso origina-se do ectoderma; afinal é este folheto embrionário que mantém contato com o meio externo. Portanto, nada mais natural do que as células superficiais ou epiteliais serem as primeiras a receber informações acerca do meio. Com o surgimento de células especiais para a função de recepção e transmissão de informações, os sistemas nervosos foram internalizados, ou seja, migraram para dentro do corpo onde puderam atingir um grau de complexidade maior.

O sistema nervoso pode ser definido como uma série de células especializadas capazes de conduzir a informação de forma rápida através de sua excitação. A informação pode ser recebida do meio ou enviada para outros tecidos, como músculos, para que eles possam dar respostas aos estímulos do meio. As células modificadas para receber informação do meio, serão estudadas na próxima aula, que abordará o **sistema sensorial**. Entretanto, deve ficar claro que o sistema sensorial é apenas uma parte de um sistema maior de informações que é o sistema nervoso.

Antes de iniciarmos uma rápida análise dos diferentes tipos de sistema nervoso, vamos recapitular de forma sintética como são estas células especializadas que transmitem informações e que são denominadas neurônios.

A CÉLULA NERVOSA

Nos animais que apresentam um sistema nervoso verdadeiro, a informação é transmitida por impulsos elétricos. A célula nervosa ou **neurônio** (Figura 29.1) apresenta uma polarização, com cargas negativas do lado externo e positivas do lado interno. Com a excitação, ocorre uma inversão destas cargas fazendo com que um sinal seja transmitido de forma extremamente rápida ao longo da célula.



Como o sinal transmitido é em função de uma inversão de cargas, a energia transmitida em um neurônio é elétrica. As principais vantagens de uma transmissão elétrica estão na sua rapidez. Isto pode ser observado quando você liga uma lâmpada. O sinal elétrico que sai quando você aperta o interruptor, chega tão rápido à lâmpada que você tem a impressão de que é imediato.

Figura 29.1: Diferentes tipos de neurônios.

O neurônio, por sua vez, vai transmitir seu sinal para um outro neurônio ou para um tecido. A transmissão ocorre através de uma região denominada **sinapse**, onde o sinal elétrico vai levar a uma descarga de substâncias, denominadas **neurotransmissores**, que excitarão a membrana da próxima célula, iniciando novamente um sinal elétrico (Figura 29.2).

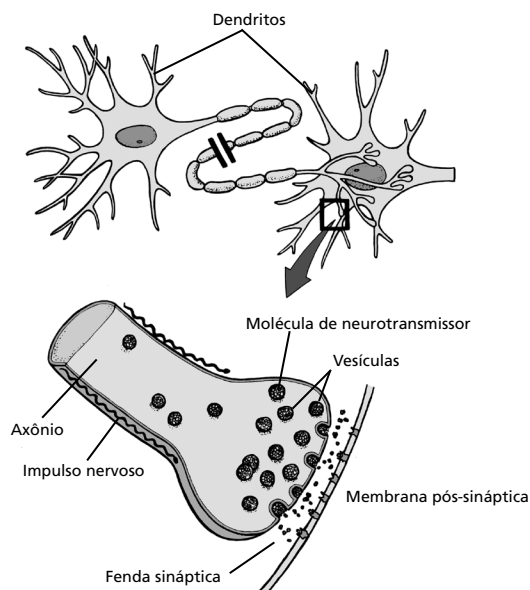


Figura 29.2: Transmissão elétrica em um neurônio e descarga de neurotransmissores em uma sinapse.

O tamanho, o diâmetro e o grau de desenvolvimento ou mesmo de isolamento elétrico dos neurônios variam de animal para animal, levando a menor ou maior eficiência (velocidade) de transmissão de sinais. Em muitos casos, as células nervosas estão agrupadas formando grandes feixes com velocidades muito grandes. No entanto, nem sempre a transmissão de informações se dá por células nervosas especializadas. É esta diversidade de complexidade de sistemas nervosos que veremos agora.

TRANSMISSÃO SEM NEURÔNIOS

A transmissão sem neurônios é efetuada por células comuns e, por não haver uma especialização, ela geralmente é dispersa e muito lenta em comparação com aquela efetuada por neurônios.

Sistema neuróide

A forma mais simples de condução de informação é através da comunicação célula a célula, como parece ser o caso dos poríferos (esponjas). Elas apresentam comportamentos que exigem alguma forma de comunicação entre as células, como a contração do **ÓSCULO** para expulsão de gametas e a inversão do sentido do batimento dos flagelos para desentupimento dos canais das esponjas. A informação é transmitida de uma célula para outra através da deformação das células. Entretanto, em raras esponjas foi constatada a transmissão de sinais elétricos através do corpo, mesmo não tendo elas apresentado células especializadas para tal função. Nos sistemas neuróides, a transmissão é ainda muito lenta, sendo da ordem de 0,2 cm/s.

ÓSCULO

Abertura principal de uma esponja, por onde sai a água que entra através dos múltiplos poros localizados na superfície do animal.

Condução epitelial

A condução epitelial ocorre muitas vezes associada a outras formas de transmissão nervosa. É o caso das medusas (cnidários), cuja sua porção superior (umbrela) funciona como uma antena parabólica invertida, com uma superfície de contato com o meio ambiente muito grande. As sensações recebidas pela superfície são transmitidas por toda a umbrela e depois são transmitidas para neurônios internos. A condução epitelial se dá pela transmissão de sinais elétricos e ocorre também em grupos muito derivados, como os **UROCORDADOS** planctônicos. A velocidade nesse tipo de transmissão é bem maior do que no sistema neuróide, podendo atingir velocidades de 3 a 35 cm/s.

UROCORDADOS

Ver Aula 20.

TRANSMISSÃO COM NEURÔNIO

A transmissão com neurônios é muito mais eficiente e rápida do que a transmissão por células não especializadas, já que eles têm uma única função. Esse tipo de transmissão se dá através de redes nervosas ou sistemas polarizados.

Rede nervosa

As redes nervosas consistem em uma série de neurônios que formam um emaranhado semelhante a uma rede de pesca. Estes neurônios fazem, portanto, múltiplas comunicações e os sinais são transmitidos em vários sentidos, isto é, não existe uma única **POLARIDADE** ou um único sentido de transmissão de sinais elétricos.

Este tipo de transmissão, embora já apresentando células especializadas, ainda ocupa uma posição superficial no corpo. Ele tem a vantagem de cobrir todo o corpo do animal através de um grande emaranhado de células interligadas. Isso faz com que o sinal possa ser transmitido de forma alternativa se houver uma interrupção de alguma via neural.

POLARIDADE

Utiliza-se o termo polaridade quando existe um sentido em um sinal elétrico, como acontece com uma pilha comum, onde o sinal elétrico é transmitido entre os pólos negativo e positivo da pilha em um único sentido (por isso você deve colocar a pilha na direção correta). Os neurônios que apresentam esta polaridade, como a pilha, são chamados unipolares. Quando o sinal é transmitido em mais de um sentido, como no caso da rede neural, ele é denominado multipolar.

Podemos comparar a evolução dos sistemas nervosos com aquela de rede de estradas e rodovias. Neste caso, os neurônios multipolares seriam como uma série de estradas de terra que cobrem uma região extremamente ampla e cuja velocidade de transmissão é pequena. Entretanto, se uma delas for interrompida, os carros podem usar facilmente um caminho alternativo.

As redes nervosas são comuns em cnidários, como as anêmonas-do-mar (**Figura 29.3.a**) ou podem ocorrer ainda associadas aos sistemas nervosos mais complexos. Por exemplo, os moluscos apresentam uma rede nervosa em seu pé muscular; diversos metazoários apresentam uma rede nervosa associada ao sistema digestivo (**Figura 29.3.b**), cuja função é apenas controlar seus movimentos relativamente simples. Essas redes podem atingir velocidades que variam de 1 a 100 cm/s.

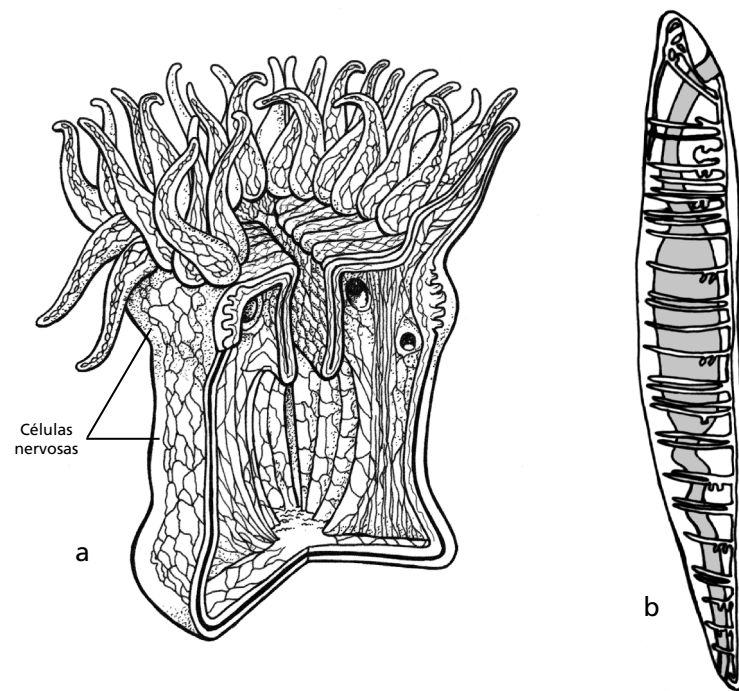


Figura 29.3: Redes nervosas: (a) anêmona-do-mar; (b) sistema digestivo de anelídeo.

Sistemas polarizados

Nos sistemas polarizados, os sinais são transmitidos de forma mais direcionada. Neles, os neurônios se agrupam em cordões nervosos que correm no sentido do corpo. A evolução destes sistemas está associada ao surgimento da bilateralidade e da capacidade de locomoção. Animais bilaterais que se locomovem lidam com uma grande quantidade de informações que recebem do meio e precisam dar respostas rápidas e ordenadas.

Numa comparação com a rede viária, tal sistema assemelha-se a grandes vias ou estradas asfaltadas no meio da malha de pequenas estradas de terra. Estas estradas podem ter sentido único ou duplo (mão única ou mão dupla), o que permite uma velocidade maior. O mesmo ocorre nos neurônios, os cordões (“estradas”) permitem uma transmissão mais rápida dos sinais no sentido principal do corpo, ou seja, ao longo do corpo.

Com o surgimento de cordões polarizados houve uma tendência à presença de poucos cordões nervosos, deixando a transmissão local para nervos periféricos, semelhante ao que acontece na nossa “malha viária” onde, a partir de uma estrada principal, pode-se tomar uma via secundária.

Os cordões principais se tornam progressivamente mais espessos e, portanto, mais rápidos (como uma estrada com 3 ou 4 faixas), ao longo da história evolutiva dos animais. Eles ocupam ainda uma porção mais interna do corpo, pois sua importância agora é maior (imagine que a interrupção de uma via expressa tem consequência muito maior do que a de uma via secundária). Portanto, a internalização do sistema nervoso permite maior proteção.

Os cordões mais espessos são também reduzidos em número, restando apenas aqueles que correm no sentido principal do corpo. A redução no número de cordões fez com que se mantivessem apenas os cordões mais ventrais ou os mais dorsais. Isso é uma característica marcante na história evolutiva dos animais, como vimos na grande divisão dos animais em protostômios e deuterostômios.

Sistemas nervosos ventrais

Os sistemas nervosos ventrais parecem ter derivado do sistema nervoso em cesto, típico de alguns platelmintes, como será visto a seguir. Este grupo de acelomados apresenta desde o sistema em cesto simples até um sistema em que os cordões nervosos se restringem à região ventral, como nas planárias terrestres.

Em cesto

A forma mais simples de sistemas em cordões polarizados ocorre em alguns platelmintos mais simples, nos quais o sistema nervoso é chamado **em cesto**, devido à semelhança com um cesto de vime. Neles, os cordões correm ao longo do corpo e formam anéis ao seu redor, sendo todos interligados (**Figura 29.4**).

Neste sistema mais complexo já surge um centro de integração, denominado **GÂNGLIO**, que é responsável por receber aos estímulos sensoriais, selecionar as respostas adequadas e responder aos estímulos através da via motora. Por ser o principal gânglio do animal, este centro é denominado **gânglio cerebral**.

GÂNGLIO

Massa de tecido nervoso, geralmente envolvida por tecido conjuntivo, que contém muitas células nervosas (neurônios) e sinapses.

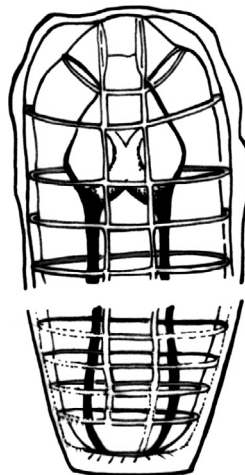


Figura 29.4: Sistema nervoso em “cesto” de platelminto.

Em cordões

O passo seguinte, na evolução dos sistemas nervosos, foi uma redução ainda maior no número de cordões associada ao seu maior desenvolvimento. Neste sentido, os vários cordões nervosos do tipo cesto são reduzidos a apenas quatro ou dois cordões ventrais. Este processo já aparece nos platelmintos mais derivados, como os turbelários (planária). Neles, forma-se um sistema nervoso com os cordões sendo ligados entre si, como os degraus de uma escada (Figura 29.5).

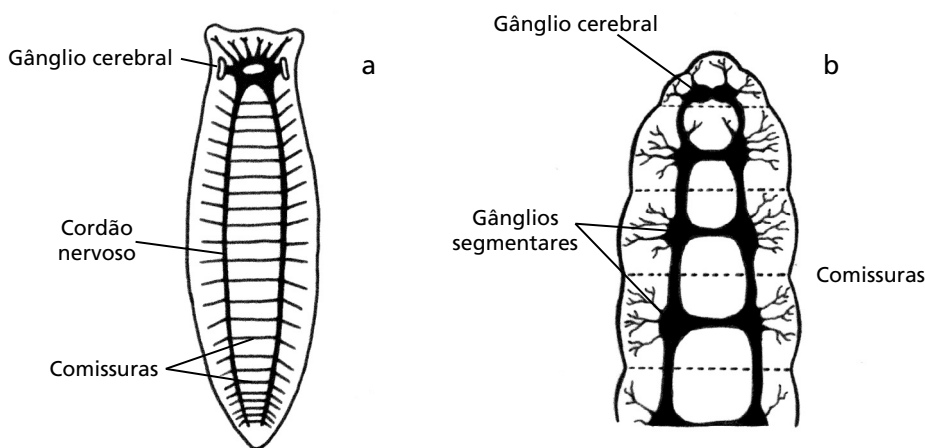
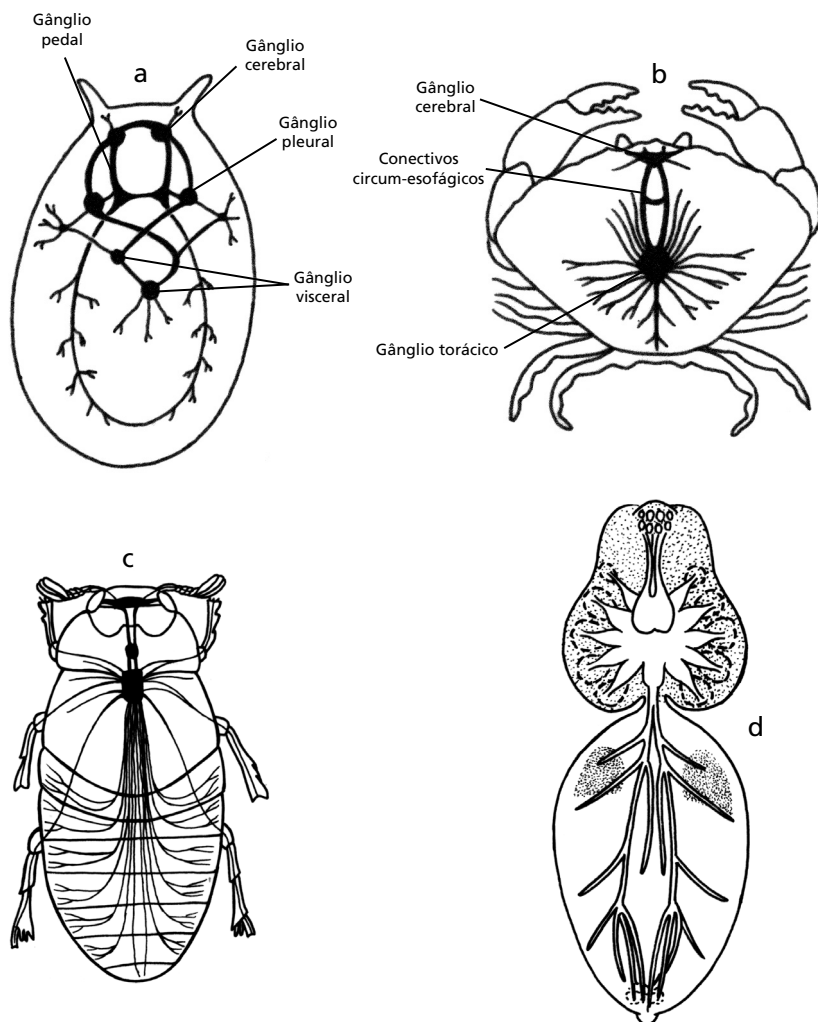


Figura 29.5: Sistema nervoso em escada de (a) platelminto turbelário e (b) anelídeo.

O sistema nervoso em escada é o mais comum nos protostomados segmentados, como os anelídeos e os artrópodes. Devido ao fato de eles serem metaméricos, nas conexões entre os cordões transversais (“degraus”) e os cordões principais formam-se gânglios locais. Eles, geralmente, ocorrem em um par por segmento, sendo denominados gânglios segmentares.

Uma tendência nos protostomados foi a fusão dos gânglios segmentares da região posterior do corpo. Por exemplo, em alguns grupos, os cordões nervosos ventrais se fusionam e formam um único cordão aparente. Como se pode observar em um corte histológico, sua origem é comprovadamente dupla. Esta tendência ocorreu nas minhocas, dentro dos anelídeos, e em alguns artrópodes, como por exemplo, nas espreanças e baratas.

Com a redução da segmentação e a fusão de segmentos formando regiões especializadas (tagmatização), houve uma redução no número de gânglios. Por sua vez, os gânglios de diferentes segmentos podem migrar e se fundir, restando apenas alguns gânglios periféricos locais, como acontece em moluscos e artrópodes (**Figura 29.6.a**). No caso dos moluscos, um bom exemplo é o dos gastrópodes com seus gânglios pleurais e viscerais. Nos artrópodes, por exemplo, os caranguejos apresentam fusão dos seus gânglios torácicos, devido a sua forma do corpo (**Figura 29.6.b**). Nos besouros (insetos), os gânglios abdominais migram e se fundem aos torácicos (**Figura 29.6.c**). As aranhas apresentam uma grande massa ganglionar anterior em volta do tubo digestivo (**Figura 29.6.d**).



! Você já deve ter visto as consequências da interrupção de uma via principal de uma cidade ou de uma estrada importante de grande fluxo. Isto pode levar a congestionamentos imensos e, muitas vezes, a quase paralisação das atividades de uma cidade ou região.

Figura 29.6: Sistema nervoso; (a) gastrópode; (b) caranguejo; (c) besouro; (d) aranha.

A presença de vias rápidas (os cordões) e de um sistema ganglionar local, além de um centro integrador (o gânglio cerebral), nos permite dividir estes sistemas nervosos mais complexos em dois grupos:

- a) o sistema nervoso central, descrito anteriormente;
- b) o sistema nervoso periférico, constituído pelos nervos que inervam todos os tecidos e os receptores sensoriais.

Voltando à nossa analogia com o sistema viário, as vias expressas tornam-se cada vez mais largas e rápidas, mas mantêm estradas vicinais ou secundárias mais lentas e menos complexas para atingir todas as regiões. Ainda considerando nossa analogia, devemos lembrar que quanto mais rápida e importante é uma via, piores são as conseqüências de sua interrupção.

Nesse sentido, paralelamente ao aumento da importância do sistema nervoso central, que pode atingir velocidades de até 4 m/s, houve uma maior tendência à sua internalização, mantendo-o mais protegido de pequenos acidentes, mordidas etc. Os gânglios periféricos também adquirem uma importância maior, sendo responsáveis pelo controle local, ou seja, pela tomada de decisões que não necessitam ser enviadas para o cérebro. Eles funcionam como pequenos cérebros locais.

Agora, vamos fazer uma analogia com o seu pólo. Quando surgir alguma dúvida sobre o conteúdo, você irá procurar o tutor presencial. Ele tentará esclarecer sua dúvida aí mesmo no pólo. Se sua dúvida não for solucionada, vocês poderão solicitar a ajuda do tutor a distância. Se, ainda assim, sua dúvida não for resolvida, o professor da disciplina poderá esclarecê-la. Portanto, pequenas dúvidas não são necessariamente enviadas ao professor, podem ser resolvidas localmente. Da mesma forma, nesse sistema, pequenas decisões podem ocorrer em nível local, não sendo necessariamente enviadas ao gânglio cerebral.

Com o aumento da capacidade de locomoção e do surgimento de comportamentos mais complexos, houve um grande aumento na massa de neurônios e nas sinapses no gânglio cerebral. Quanto maior o gânglio cerebral, mais complexo é o comportamento do animal. Essa tendência levou à divisão do gânglio cerebral em partes diferentes com funções diferentes.

Por exemplo, o cérebro dos insetos é dividido em três partes, que inervam estruturas diferentes. No caso deles, a função motora é realizada pelos gânglios ventrais do tórax (**Figura 29.7**). Por isso, quando você tira a cabeça de uma barata, ela continua andando.

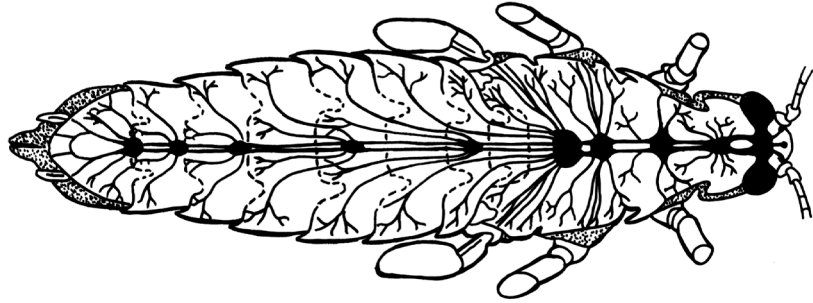


Figura 29.7: Sistema nervoso de um gafanhoto.

Células nervosas gigantes

A transmissão de sinais através de neurônios, embora rápida, sofre uma redução na sua velocidade quando encontra sinapses. A comunicação entre um neurônio e outro é química sendo, portanto, mais lenta. Assim, uma via nervosa muito longa sofre uma série de “atrasos” em cada sinapse que passa. Este atraso, denominado retardo sináptico, é fundamental, pois são nas sinapses que o sinal pode ser desviado para o sistema nervoso periférico e atingir a estrutura necessária, como um músculo, por exemplo.

Em alguns grupos de metazoários, paralelamente ao sistema nervoso central, surgiram fibras nervosas gigantes denominadas **neurônios ou axônios gigantes**. Eles têm uma espessura muito maior do que a dos nervos que compõem os cordões nervosos, além de não apresentarem sinapses. Estas vias extremamente rápidas (10 a 35 m/s) transmitem sinais elétricos sem qualquer retardo sináptico, podendo atingir velocidades de até alguns metros por segundo.

Elas surgiram de forma independente em diversos grupos como uma via para comportamentos emergenciais, como por exemplo, fuga rápida de um predador. Elas são, portanto, homoplásticas. São estas fibras rápidas que conduzem impulsos nervosos, permitindo que uma lula dê saltos rápidos quando perturbada e que a lagosta faça um movimento brusco com a cauda, arremessando o corpo para longe (**Figura 29.8**). O mesmo comportamento pode se visto na minhoca-louca, ou puladeira, que, quando perturbada, contrai vigorosamente todo o corpo, praticamente pulando de forma descoordenada. Este sistema se mantém em paralelo e independente ao sistema nervoso central normal, sendo utilizado apenas nestas condições emergenciais.

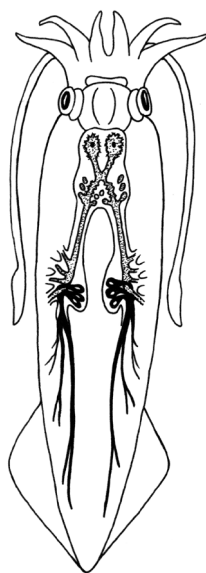


Figura 29.8: Axônio gigante: lula.

Sistemas nervosos dorsais

Como visto, nos deuterostômios também houve uma tendência à redução no número de cordões associada a um maior desenvolvimento destes, conforme seus comportamentos e capacidade de locomoção se tornam mais complexos.

A grande diferença está no fato de os cordões que se mantiveram dorsais e não ventrais, mas a evolução foi semelhante a dos protostômios, com uma internalização e um aumento na espessura dos cordões restantes.

Descentralizados

Como muitos deuterostomados mantiveram um hábito de vida mais simples com forma sésseis ou com capacidade locomotória restrita, como a maioria dos protocordados e urocordados, o sistema nervoso ainda é muito simples, composto de um gânglio cerebral pequeno e de um cordão nervoso ventral não muito desenvolvidos.

Em equinodermos, com sua simetria radial, o sistema nervoso também é pouco centralizado. O centro integrador não é tão desenvolvido, sendo representado pelo anel nervoso dorsal, que inerva as partes radiais do corpo, como no caso da estrela-do-mar.

A pouca integração e a descentralização do sistema nervoso em equinodermos é representada ainda pela presença de dois sistemas nervosos, um denominado **ectoneural** e o outro **hiponeural**. Curiosamente, estes dois sistemas não apresentam qualquer comunicação via neurônios entre si (**Figura 29.9**). Provavelmente, a comunicação entre eles é meramente química.

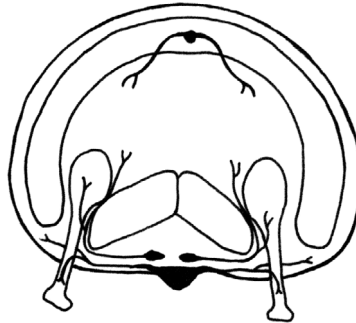


Figura 29.9: Sistemas ectoneural e hiponeural em um corte sagital do braço de uma estrela-do-mar.

Em cordões

Nos cordados ocorre um desenvolvimento maior no sistema nervoso central. Os cordões nervosos se tornam muito mais espessos e a velocidade de transmissão é a maior de todos os metazoários, principalmente no caso dos vertebrados. Nestes, os cordões apresentam um tecido conjuntivo que recobre os neurônios, a **mielina**, que funciona como um isolante elétrico, evitando a dissipação da energia elétrica, funciona de forma semelhante a cobertura plástica de um fio elétrico. Isto leva a velocidades impressionantes da ordem de 3 a 120 m/s (**Figura 29.10**).

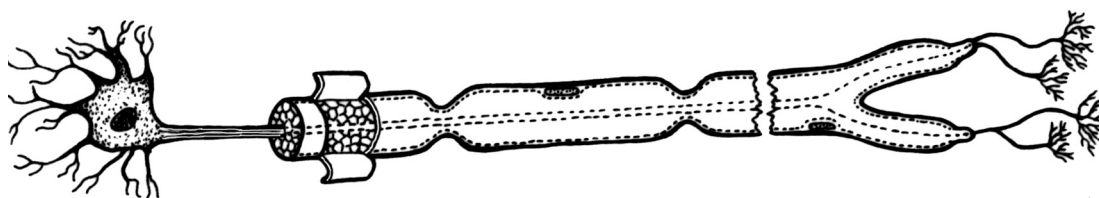


Figura 29.10: Fibra nervosa de vertebrados, mostrando a bainha de mielina em volta do nervo.

O processo de internalização também ocorre nos vertebrados, sendo que, neste caso, a maior importância e complexidade do sistema nervoso central são representadas pela proteção extra que estes apresentam. Neste caso, o esqueleto recobre o sistema nervoso com: a coluna vertebral protegendo a medula, a caixa craniana e o cérebro. Nos vertebrados, o cérebro é dividido em diferentes partes com múltiplas funções (Figura 29.11).

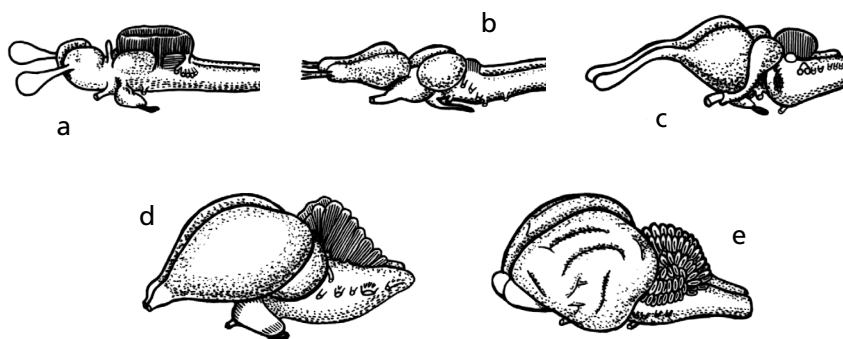


Figura 29.11: Cérebros de diferentes grupos de vertebrados: a) tubarão; b) sapo; c) crocodilo; d) galinha; e) gato. (Fonte: STORER, Tracy I. et al. *Zoologia Geral*. São Paulo: Editora Nacional, 1991.)

Embora ainda existam gânglios dispersos pelo corpo, algumas decisões podem ser tomadas ao nível de medula. Estas decisões são denominadas de **ARCO-REFLEXO**.

Nos vertebrados, principalmente em mamíferos que o sistema nervoso encontra seu mais alto grau de complexidade, com uma capacidade de integração que permitiu comportamentos extremamente complexos nestes animais.

ARCO-REFLEXO

As decisões tomadas ao nível de medula são comportamentos reflexos, estes são testados pelos médicos, como a famosa martelada no joelho. A resposta de levantar a perna não é “pensada” e é tomada ao nível de medula.

Muitos comportamentos podem se tornar reflexos através do aprendizado. Um exemplo é a necessidade de mudar de marcha em um carro. Quando você aprende a dirigir, você “pensa”, “preciso passar da primeira marcha para a segunda”.

Com o aprendizado, este comportamento se torna automático. Você muda de marcha “sem perceber”. O mesmo ocorre quando você aprende a digitar ou datilografar. Em um estágio inicial, você procura as letras no teclado, com o tempo você automaticamente digita a letra correta sem precisar procurá-la.

RESUMO

O sistema nervoso é encarregado de transmitir informações recebidas do ambiente, pelo animal, de interpretá-las e enviar respostas. Nas formas mais simples, como esponjas, a transmissão é feita entre quaisquer células não especializadas, sendo denominada **sistema neuróide**. Em algumas formas, como medusas, a condução do sinal elétrico nervoso pode ser efetuada pelas próprias células epiteliais, sendo denominada **condução epitelial**. Com o surgimento de comportamentos mais complexos, surgiram células especializadas alongadas, denominadas **neurônios**, os quais transmitem a informação de forma rápida através de sinais elétricos. A forma mais simples de condução é através da **rede nervosa** das anêmonas e urocordados planctônicos, onde o sinal se dispersa por todo o corpo do animal. Com o surgimento da bilateralidade, houve uma maior especialização das células nervosas, formando cordões menos numerosos e mais espessos, mas de condução mais rápida. Esta evolução levou ao surgimento dos sistemas nervosos **em cesto** e, posteriormente, com uma maior redução, **em escada**, e, na linha evolutiva dos protostômios. Neles, o sistema nervoso se localiza ventralmente. Em deuterostômios, os cordões nervosos, que se mantiveram, foram os dorsais. O alto grau de especialização dos nervos levou a uma maior importância destes e a comportamentos mais complexos. Estes, que inicialmente ocupavam uma posição superficial no corpo, sofreram o processo de internalização, que nos vertebrados foi acompanhado ainda por uma proteção esquelética (coluna vertebral e caixa craniana).

Além dos centros integradores principais (gânglios cerebrais ou cérebros), tanto em protostômios como em deuterostômios surgem centros secundários, denominados **gânglios periféricos**, que são responsáveis por respostas mais locais.

EXERCÍCIO AVALIATIVO

Por que os axônios gigantes são considerados uma característica homoplástica nos grupos de metazoários onde ocorrem?

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, veremos como o sistema nervoso se relaciona com o ambiente, ou seja, como os sinais recebidos do ambiente são transformados em impulsos nervosos através de células sensoriais.

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Aprender como os animais percebem as informações do meio ambiente.
- Discutir a variedade de tipos de informação que o animal recebe e a importância relativa de cada uma das modalidades sensoriais em função do ambiente onde eles vivem.

Pré-requisitos

Aula 29 – Sistema nervoso.

INTRODUÇÃO

Como visto na aula anterior, o sistema nervoso transmite para o corpo as informações recebidas do meio. Como no meio ambiente os tipos de informação que podem chegar a um animal são muito diferentes, há a necessidade de células especializadas para cada uma das modalidades sensoriais – são os chamados receptores ou órgãos sensoriais.

A distribuição e o tipo de receptores vão variar em função de:

Onde vive o animal – Dependendo do ambiente, o tipo de informação é diferente.

Por exemplo, a visão é muito importante para animais aéreos, mas nem tanto para os marinhos, onde a luz se limita às camadas mais superficiais da água.

O hábito de vida – Um animal sésil, por exemplo, lida com uma pequena variedade de informações que chega a ele, ao passo que um animal móvel recebe um número de informações muito grande em um curto espaço de tempo.

O hábito alimentar também afeta a importância relativa de uma modalidade sensorial. Um animal que se alimenta de folhas caídas, por exemplo, não utiliza uma grande variedade de receptores sensoriais, já um predador utiliza um espectro muito grande de informações para localizar sua presa em potencial.



Você pode fazer uma analogia com um motorista de carro que está perdido. Se ele estiver em alta velocidade, não terá tempo útil em reparar nas placas das ruas, porque elas vão chegando aos seus olhos de forma muito rápida. Por isso, você sabe quando alguém está perdido; ele dirige lentamente, pois, assim as informações (placas, sinais) chegarão aos seus olhos em uma taxa mais lenta. Portanto, quanto mais móvel um animal, maior a quantidade de informações que recebe por unidade de tempo.

Como o sinal transmitido é em função de uma inversão de cargas, este é um sinal do tipo elétrico; a energia transmitida em um neurônio é, portanto, elétrica. A principal vantagem de uma transmissão elétrica está na sua rapidez. Isto pode ser observado quando você acende uma lâmpada: o sinal elétrico que sai quando você aperta o interruptor chega tão rápido à lâmpada, que você tem a impressão de que é imediato.

RECEPTORES SENSORIAIS

Uma vez que as informações recebidas do ambiente pelo animal são transmitidas pelo sistema nervoso através de sinais elétricos, os receptores terão de transformar em sinais elétricos as diferentes formas de energia das informações recebidas do meio. Assim, os receptores de tato devem transformar a energia mecânica do contato físico em energia elétrica. Da mesma forma, a energia química que chega às células (na forma de gosto ou cheiro) terá, também, de ser transformada em um sinal elétrico. Esta transformação de energia, de uma modalidade para a outra, é denominada **transdução**.

Os receptores sensoriais podem ser células especializadas para esta função, ou os próprios neurônios que são modificados na sua porção em contato com o meio ambiente. Este tipo de recepção é o que chamamos de terminações nervosas livres. Em vertebrados, são comuns células sensoriais especializadas, enquanto nos demais metazoários, a recepção é efetuada por terminações nervosas livres.

Uma característica das terminações livres e das células sensoriais é que elas, em geral, apresentam uma grande ciliação ou apresentam uma superfície com microvilosidades (**Figura 30.1**). Células com microvilosidades permitem um aumento da superfície sensorial sem que esta ocupe uma área muito grande da superfície corpórea.

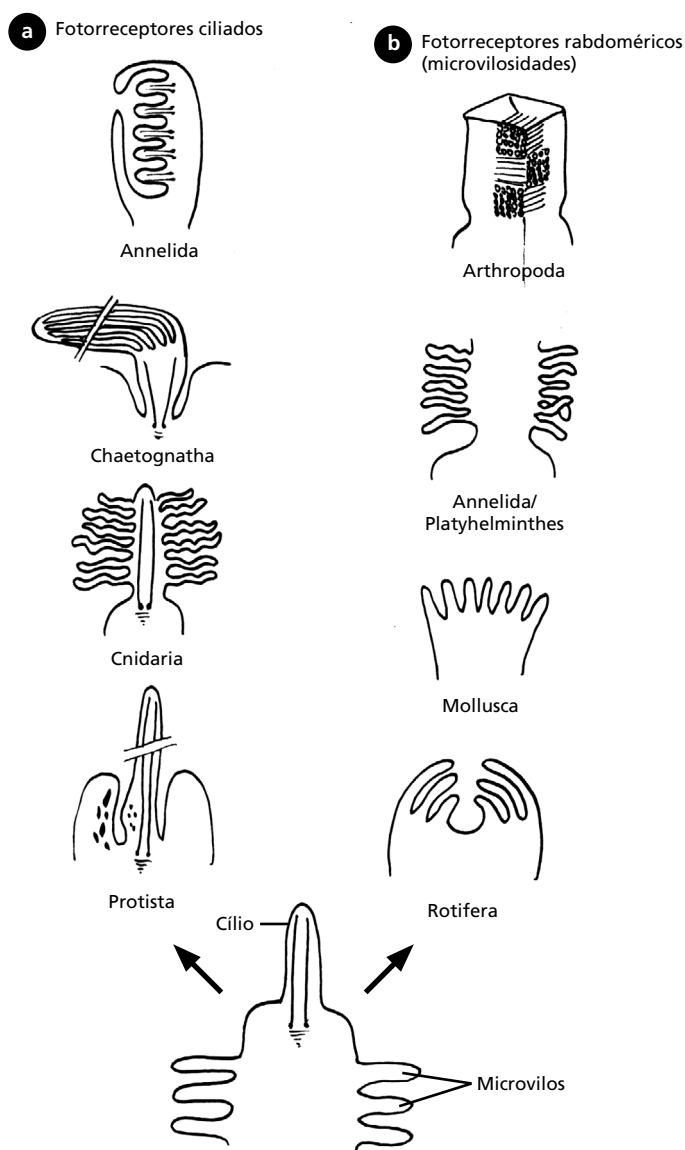


Figura 30.1: Receptores sensoriais: a) ciliados e b) com microvilosidades.

MODALIDADES SENSORIAIS

As diferentes modalidades sensoriais apresentam receptores específicos. Em alguns casos, o mesmo receptor ou célula sensorial pode, eventualmente, ser utilizado para mais de uma modalidade sensorial. Mas, na maioria dos casos, grupos de células sensoriais são específicos para uma determinada modalidade, na qual a informação é transmitida para o centro integrador representado pelo gânglio cerebral ou cérebro.

Se a informação é transmitida para o centro integrador através de sinais elétricos, como o animal sabe que tipo de informação ele recebeu, ou seja, qual a modalidade sensorial envolvida?

Se o receptor for utilizado para mais de uma modalidade, o sinal será interpretado no centro integrador dependendo da intensidade com que a célula sensorial foi excitada.

Quando o receptor é para apenas uma modalidade sensorial, as vias nervosas sensoriais que dele saem atingem uma região específica do centro integrador que interpreta o sinal elétrico como a modalidade sensorial da qual veio o sinal. Assim, após uma célula receptora de tato ser estimulada, um sinal elétrico é transmitido para o cérebro, atingindo uma região que interpreta qualquer sinal elétrico como **TATO**.

A seguir, veremos as modalidades sensoriais mais importantes entre os animais.

Mecanorreceptores

A mecanorrecepção é uma modalidade sensorial simples, em que a deformação de uma célula sensorial fornece ao gânglio cerebral a informação de um contato mecânico, seja este um contato direto, uma transmissão de ondas de vibração ou mesmo o fluxo de água sobre estas células. Esta recepção é muitas vezes facilitada porque, na maioria das células sensoriais, estão presentes cílios ou microvilosidades que servem como alavancas.

Do tato à audição

O tato é o contato físico entre o animal e algo no ambiente, seja o substrato, o tubo ou toca onde vive o animal ou com outros

TATO

Com relação ao tato, um bom exemplo é quando uma pessoa se “queima” de frio. Isto ocorre porque os receptores de calor desta pessoa foram excitados pelo frio ou pelo gelo. A sensação de “queimação” se deve ao fato de que aquele receptor sensorial excitado envia sinais para uma região específica do cérebro, que interpreta tudo que vem daquele receptor como calor. O mesmo ocorre quando você leva um “soco no olho” (ou cai da escada e bate o olho). Neste caso, você “vê estrelas”; na realidade você vê um clarão, porque os receptores que foram excitados mecanicamente enviam sinais elétricos a uma região cerebral que os interpreta como “luz”.

animais. É uma das modalidades sensoriais mais comuns em todo o reino animal, ocorrendo em formas com sistemas nervosos simples, como as esponjas, ou mesmo em formas complexas como vertebrados e artrópodes. Em geral, as células receptoras de tato não são muito distinguíveis das demais células epiteliais, embora estas possam estar mais concentradas em regiões específicas do corpo: nas patas de um vertebrado; ao longo de todo o corpo de um animal que vive em tubos ou galerias, como, por exemplo, a minhoca. Muitos animais apresentam células de tato associadas a cerdas, como ocorre em muitos artrópodes, funcionando como uma alavanca que amplifica o sinal recebido.

No meio aquático, devido à alta densidade da água, o contato entre o meio e as células de tato pode ser utilizado para indicar, por exemplo, a presença de correntes ou indicar ao animal se este se encontra em movimento. Os **ACTINOPTERÍGIOS**, por exemplo, apresentam uma depressão superficial no corpo em forma de uma fina canaleta; esta é denominada **linha lateral** (Figura 30.2) e nela se concentram os receptores de tato, que são deformados pela passagem da água nesta canaleta.

ACTINOPTERÍGEOS

Correspondem a uma das linhagens dos outrora denominados “peixes ósseos”. Como você já percebeu, utilizamos esta denominação para uma das linhagens monofiléticas do táxon paraflético “peixes”.

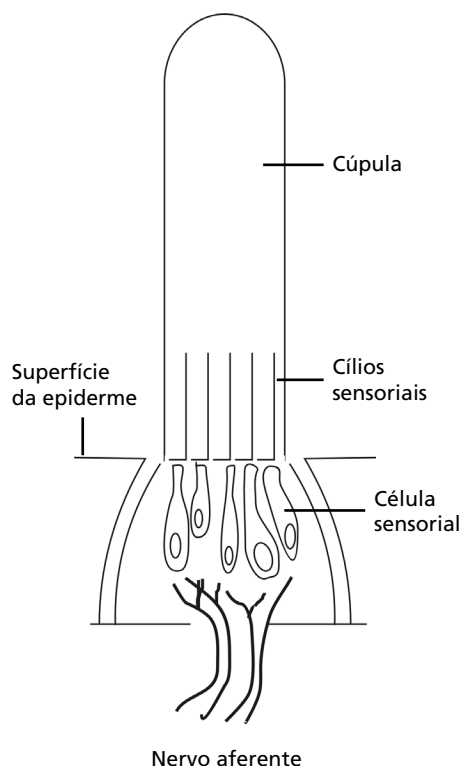


Figura 30.2: Linha lateral de um actinoptérigeo.

A vibração é uma modalidade sensorial extremamente comum no meio aquático, onde muitas vezes o contato físico não é necessário, pois as ondas de vibração se transmitem de forma muito rápida e com grande intensidade neste ambiente. A percepção da aproximação de uma presa ou predador pode muitas vezes ser percebida sem que haja o contato direto (experimente bater na parede de um aquário onde vivem diversos metazoários e observe como muitos deles percebem a vibração transmitida da sua mão para a água).

Em alguns casos, a percepção de vibração pode envolver órgãos extremamente especializados, sendo, neste caso, denominada **audição**, principalmente no meio aéreo, onde a transmissão da vibração não é tão intensa como na água. Um exemplo de órgãos especializados é o ouvido humano, capaz de amplificar as vibrações recebidas por uma membrana delgada (o tímpano), através de um sistema de ossos que funcionam como alavancas (Figura 30.3).

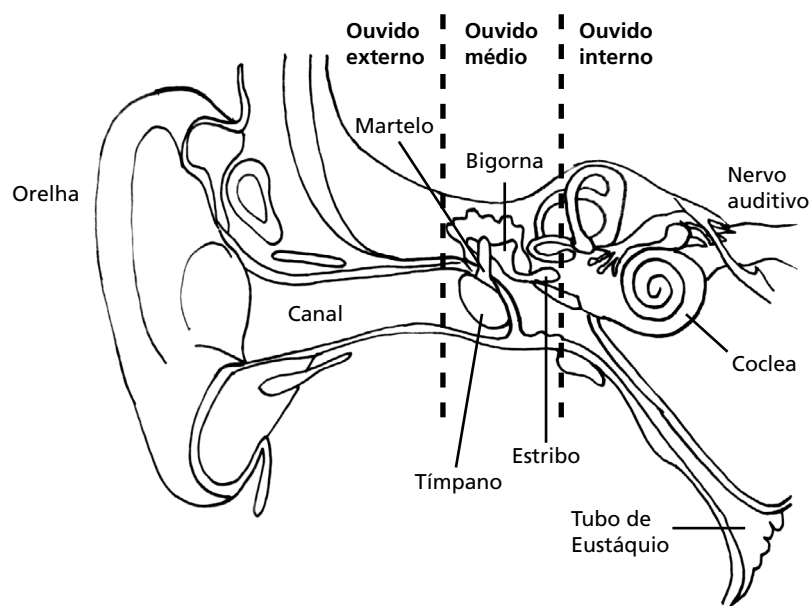


Figura 30.3: Ouvido externo humano.

Alguns animais apresentam ainda a capacidade de emitir vibrações, as quais, após serem refletidas em um objeto qualquer, retornam ao animal sendo recebidas pelos seus mecanorreceptores. Com isto, estes animais podem localizar obstáculos ao longo do seu caminho, tal como ocorre nos morcegos, no ambiente aéreo; e nos golfinhos, no ambiente

aquático, os quais vivem em ambientes onde outras modalidades sensoriais são restritas como a visão. Este é o caso da escuridão da noite para os morcegos e da turbidez das águas para os golfinhos.

Da georrecepção ao equilíbrio

A georrecepção é uma modalidade que derivou, provavelmente, da invaginação de um epitélio mecanorreceptor (tato ou vibração). O processo de invaginação ou evaginação de células sensoriais é comum nos animais, permitindo que estas cubram uma área grande sem comprometer uma grande superfície do animal.

Na **Figura 30.4**, podemos observar a evolução de um epitélio ciliado com células receptoras de tato, que se invaginou de tal forma que perdeu total contato com a superfície.

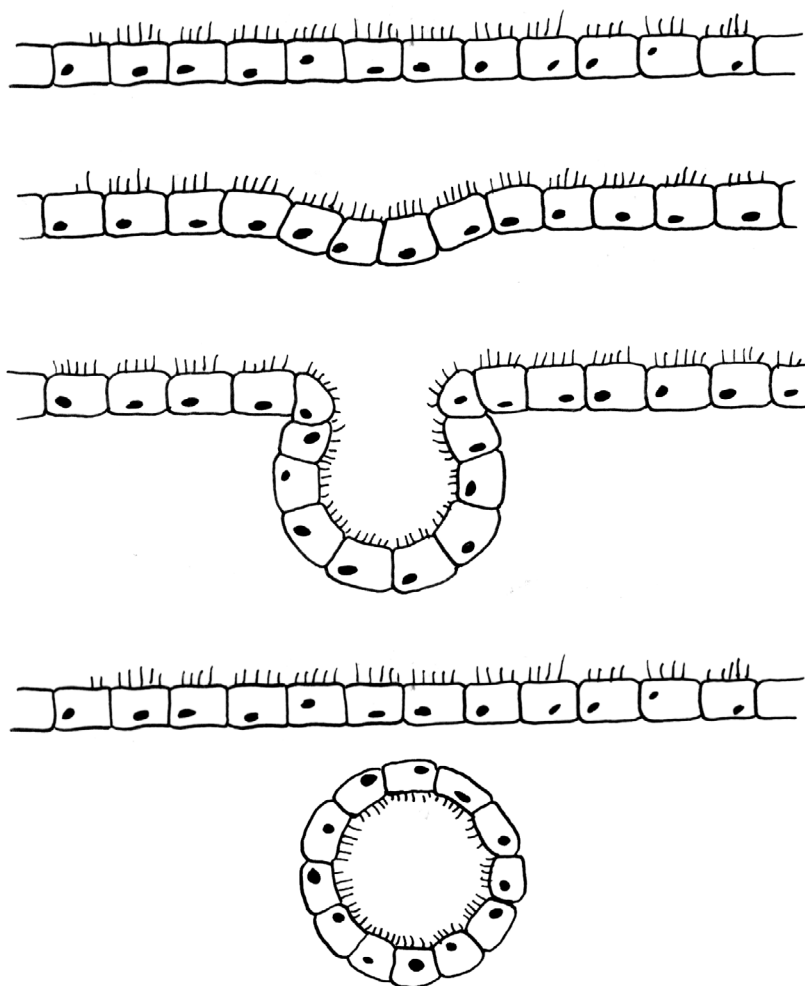


Figura 30.4: Origem de um georreceptor a partir de uma superfície de células mecanorreceptoras.



Um bom exemplo é a baía de Guanabara, onde são comuns grupos de golfinhos, apesar de ser muito poluída e, portanto, com águas muito turvas.

Mas qual seria a vantagem adaptativa de um epitélio sensorial que não tem qualquer contato com o meio externo?

O epitélio ao se fechar forma uma espécie de câmara. No processo de fechamento, uma partícula de areia pode ficar presa, ou o próprio epitélio pode secretar uma partícula de calcário, mais pesada do que a água. Essa partícula tenderá a “cair” excitando uma determinada célula da câmara. Assim, o animal pode receber a informação de contato físico com a “pedra caída” de qualquer uma das células sensoriais. O cérebro interpreta esse sinal da seguinte forma: “a célula excitada” está na direção do centro da Terra (georrecepção).

Não que o animal esteja querendo fazer uma aventura do tipo “viagem ao centro da Terra”, mas em ambientes aquáticos, por exemplo, onde a densidade do corpo do animal é muito próxima da densidade da água, essa informação pode dizer em qual direção está a superfície ou o fundo do mar. A esses órgãos sensoriais denominamos **estatocistos**, e as “pedrinhas” que excitam as células pelo efeito da gravidade chamamos **estatólitos** (Figura 30.5).

Estatocistos são comuns em formas planctônicas de baixa densidade corpórea ou em formas que vivem enterradas na lama dos fundos marinhos, onde a localização de superfície ou fundo através de outra modalidade sensorial, como a visão, é dificultada devido à falta de luz. Ocorrem em grupos muito distintos como cnidários (medusas), urocordados planctônicos, poliquetas tubícolas e pequenos crustáceos (misidáceos) (Figura. 30.6).

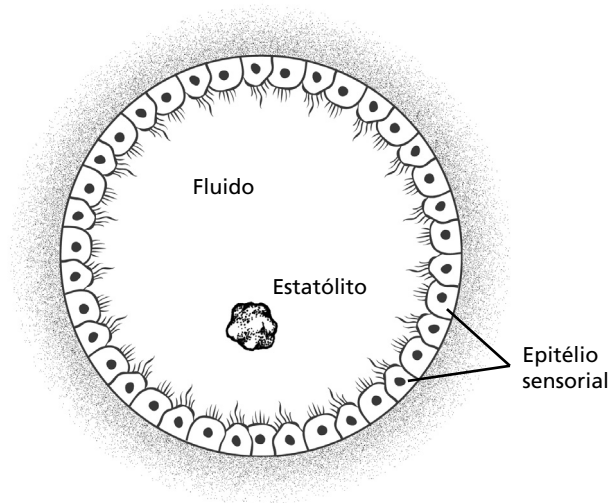


Figura 30.5: Estatocisto com estatólito.

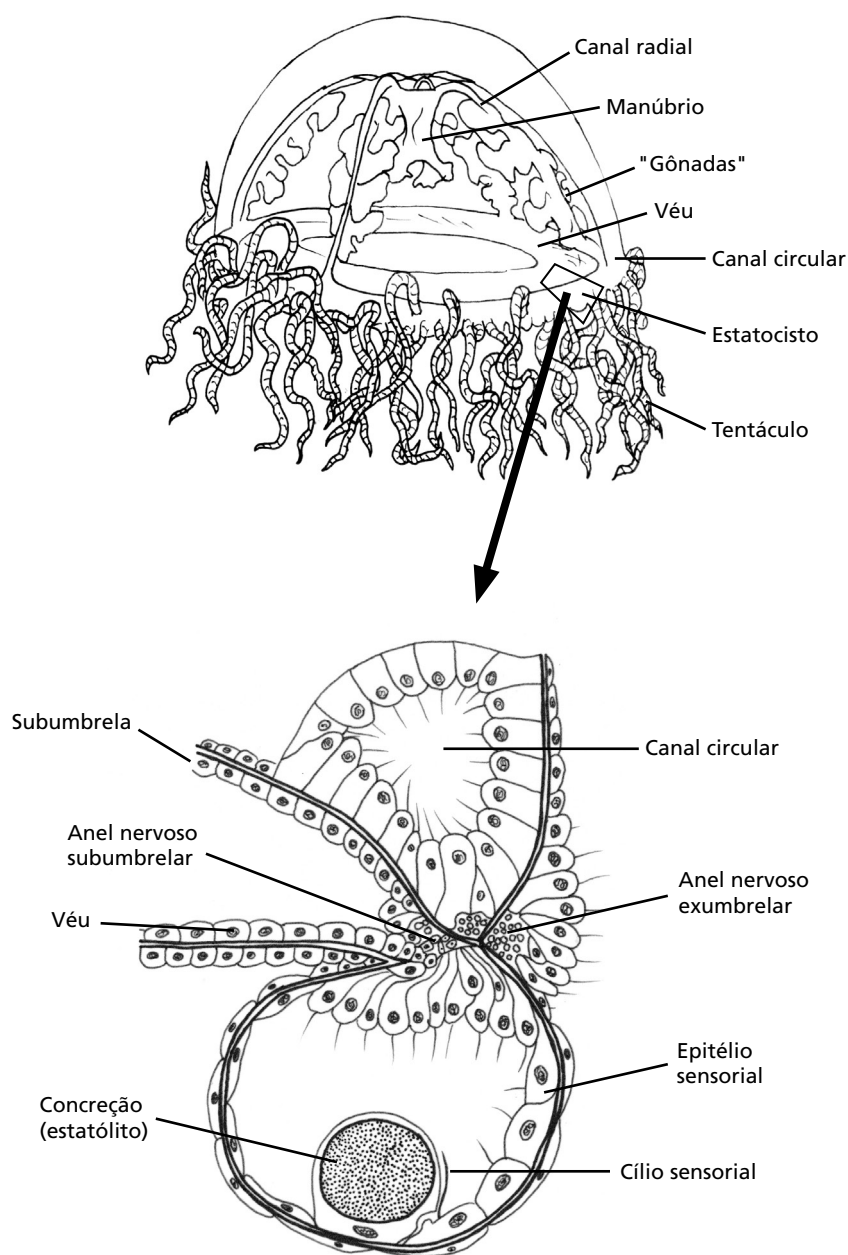


Figura 30.6: Estatocisto de a) medusa e b) misidáceo.

Entretanto, o mesmo epitélio sensorial invaginado que perdeu conexão com o meio externo, pode não reter ou produzir nenhuma partícula densa, ou estatólito.

Neste caso, qual a função do estatocisto?

Nos casos em que isto ocorre, como nos moluscos cefalópodes do gênero *Nautilus*, estes ao se movimentarem farão com que, durante o movimento acelerado, a água, que se localiza internamente, tenda a empurrar o epitélio do lado oposto ao movimento. Esta informação ao chegar ao cérebro será interpretada como direção e aceleração do animal (Figura 30.7).



Você pode fazer a mesma analogia se estiver dentro de um ônibus ou trem. Quando este estiver começando o movimento, isto é, acelerando, seu corpo é jogado para trás. Mesmo que você esteja de olhos fechados, você sabe que um trem ou ônibus está começando a se movimentar e sabe qual o sentido.

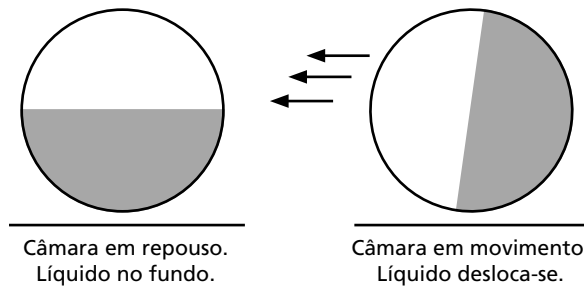


Figura 30.7: Câmara cheia de líquido (“estatocisto sem estatólito”) em movimento. Observe como, no movimento acelerado, a inércia faz com que a água seja comprimida contra a parede da câmara.



Lembre-se daquela brincadeira de criança de girar em volta do próprio eixo do corpo em alta velocidade com os olhos fechados e a sensação de “tontura” ou desequilíbrio que surge quando cessa o movimento. Isto se deve ao fato de, ao girar rapidamente, o líquido dos canais semicirculares se mover. Quando a criança pára, o líquido, por inércia, continua se movendo e excitando as células ciliadas, embora a criança esteja parada.

O mesmo princípio acima pode explicar a origem de sistemas mais complexos como os órgãos de equilíbrio de vertebrados aéreos localizados no ouvido interno. Estes são denominados **canais semicirculares** e consistem em um sistema de tubos (em vez de uma câmara) cheios de líquido e com um epitélio ciliado interno. Cada tubo se orienta em uma das três dimensões do meio. Assim, a aceleração em qualquer direção faz com que o líquido corra pelos tubos e faça os cílios das células mecanorreceptoras se curvarem. Este tipo de informação tridimensional permite, além da percepção de aceleração, também a de posição relativa do corpo no ambiente, ou seja, o equilíbrio.

Propriocepção

A propriocepção é uma modalidade sensorial que fornece informações ao centro integrador (cérebro ou gânglio cerebral) do estado de contração e distensão dos músculos do corpo. Ou seja, não é uma modalidade sensorial que fornece informações sobre o ambiente externo, mas sim sobre o ambiente interno. É muito desenvolvida em artrópodes e vertebrados, animais estes que apresentam uma grande gama de musculaturas e, portanto, uma extensa variedade de possíveis estados ou posições. Fornece não apenas informações de movimento, mas também do estado em que se encontra o animal, mesmo que estático. Por exemplo, se o animal está em pé, sentado, curvado, ereto etc.

Fotorrecepção

Nós, como vertebrados aéreos, temos na visão uma das modalidades sensoriais mais importantes para a nossa vida. Isto se deve à velocidade extremamente rápida da luz, o que permite ao animal receber um sinal, mesmo que distante, de forma quase instantânea.

Entretanto, para atingir o grau de desenvolvimento do olho humano e de outros olhos de vertebrados (alguns melhores que os humanos), os animais passaram por diversos estágios de recepção de luz ao longo da história evolutiva, sendo que muitos se mantiveram em metazoários atuais.

A forma mais simples de recepção de luz ocorre através de células epiteliais que apresentam substâncias que sofrem uma alteração química (isomeria) quando excitadas por um fóton de luz. Na forma de sinal elétrico, esta transformação é enviada ao cérebro que interpreta o sinal em função da posição das células excitadas e da intensidade desta excitação. Estas células funcionam como um filme fotográfico que, ao ser exposto à luz, sofre reações químicas em função da intensidade e, no caso do filme colorido, do comprimento de onda da luz.

Estes fotorreceptores dispersos na superfície encontram-se em quase todos os metazoários, e fornecem informações simples como a presença ou não de luz e sua intensidade. São comuns, principalmente, em formas aquáticas que vivem longe da superfície ou em formas aquáticas e terrestres que vivem enterradas, num ambiente desprovido de luz. Nestes últimos, a presença de luz pode indicar que o animal está saindo de seu habitat, como no caso de uma minhoca ou um animal planctônico de grandes profundezas marinhas.

Essa modalidade simples, entretanto, foi se modificando ao longo da história evolutiva, de forma semelhante ao que ocorreu com os epitélios mecanorreceptores, isto é, a partir de uma invaginação do epitélio fotorreceptor.

Na **Figura 30.8**, podemos observar os possíveis passos evolutivos deste processo.

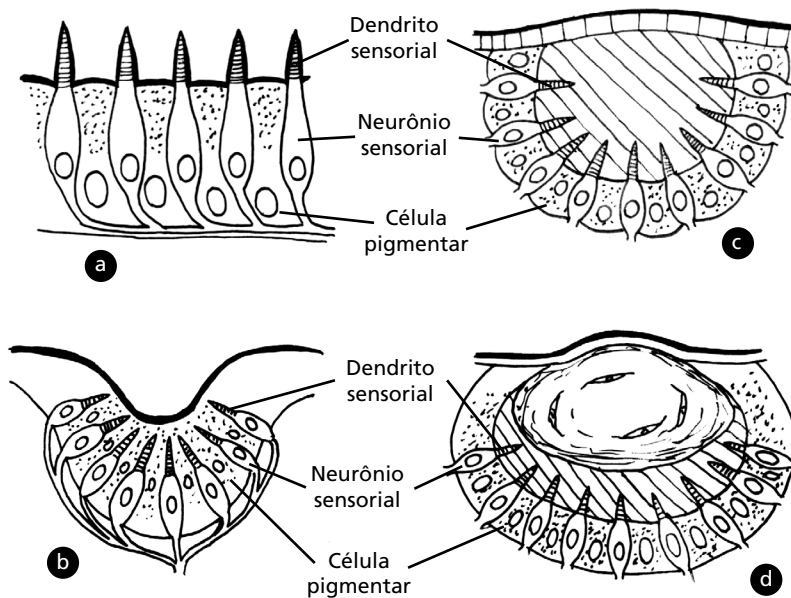


Figura 30.8: Evolução dos epitélios fotorreceptores.

Quando o epitélio é simples (**Figura 30.8.a**), um objeto que se interponha entre ele e a fonte de luz impedirá a incidência direta de luz. Esta informação será então enviada ao centro integrador e interpretada como uma “sombra”.

Com a invaginação (**Figura 30.8.b**), o epitélio pode sombrear algumas células fotorreceptoras e não outras, dependendo da posição do objeto. Neste caso, a excitação de diferentes células permite ao centro integrador interpretar não apenas a informação de que “há uma sombra”, mas também a direção de onde vem esta sombra. Este tipo de receptor invaginado é denominado **mancha ocelar** ou **ocelo**.

A invaginação pode ser ainda maior (**Figura 30.8.c**), deixando apenas uma estreita abertura entre o epitélio e o meio externo. Se esta abertura for menor do que o comprimento de onda da luz, ocorrerá o fenômeno físico de difração da luz, que faz com que o objeto em

questão não apenas sombreie o epitélio, mas também que se forme uma imagem do objeto. Isto é o que acontece com uma câmara fotográfica, cuja abertura é menor do que o comprimento de onda da luz. Este tipo de receptor fotossensorial, que permite a formação de imagens, é denominado **olho em câmara**. No olho em câmara, a formação de uma imagem só será possível se a distância do objeto para a abertura for a mesma que da abertura para o epitélio sensorial (distância focal). Nesses casos, o animal forma imagens apenas a curtas distâncias; portanto, na maior parte das vezes, o olho fornece apenas informações quanto à presença e direção do objeto, permitindo reconhecê-lo apenas quando muito próximo.

O problema da distância focal muito próxima pode ser resolvido quando a abertura apresenta uma lente (**Figura 30.8.d**) (**olho com lente**), a qual pode ser constituída por um líquido ou uma substância gelatinosa transparente, que refrata (desvia) os raios de luz. Neste caso, a distância focal pode ser maior do que o comprimento do olho e, portanto, o animal consegue formar imagens de objetos mais distantes.

Em alguns casos, houve a evolução de lentes que ou se deformam ou mudam de posição; são os chamados **olhos de acomodação**. Estes permitem que a distância focal seja constantemente alterada, permitindo a formação de imagens a diferentes distâncias.

A evolução dos tipos de fotorreceptores está relacionada à complexidade de comportamentos e ao ambiente onde vive o animal. Assim, ocelos (**Figura 30.9**) e olhos em câmara simples (**Figura 30.10**) são comuns na maioria dos grupos de metazoários, com exceção dos porifera.

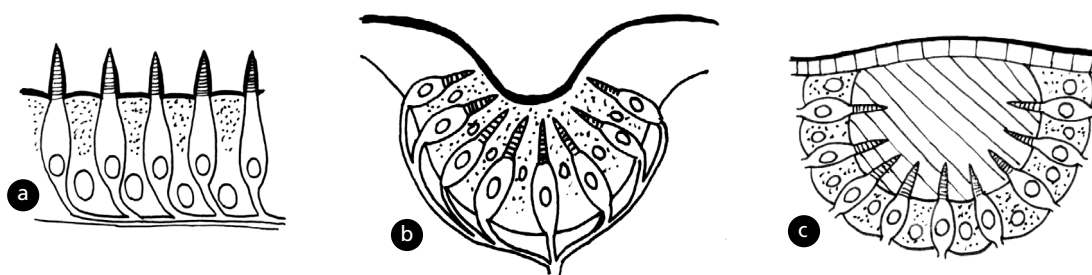


Figura 30.9: Ocelos de metazoários a) b) c)

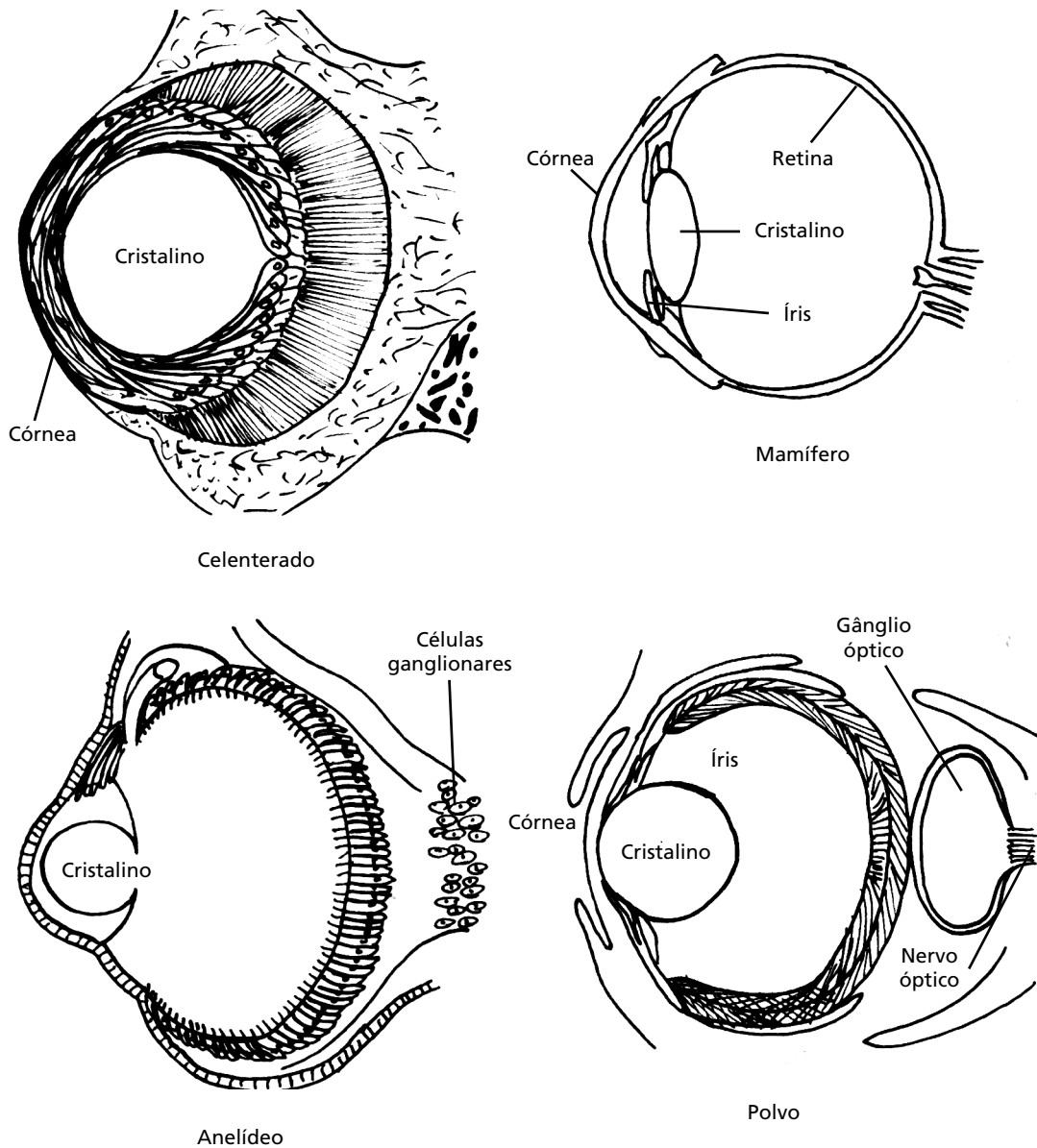


Figura 30.10: Olhos em câmara de metazoários a) b) c)

Os olhos com lentes ocorrem em diversos metazoários aquáticos, como cnidários, anelídeos e moluscos gastrópodes e aéreos como aracnídeos. Ao passo que os olhos com lentes de acomodação são restritos aos vertebrados e aos moluscos cefalópodes. A semelhança entre os olhos de vertebrados e polvos (**Figura 30.11**) é um dos exemplos clássicos de homoplasia por convergência, ou seja, embora apresentem estruturas muito semelhantes, esses órgãos têm origem diferente e são formados por materiais distintos.

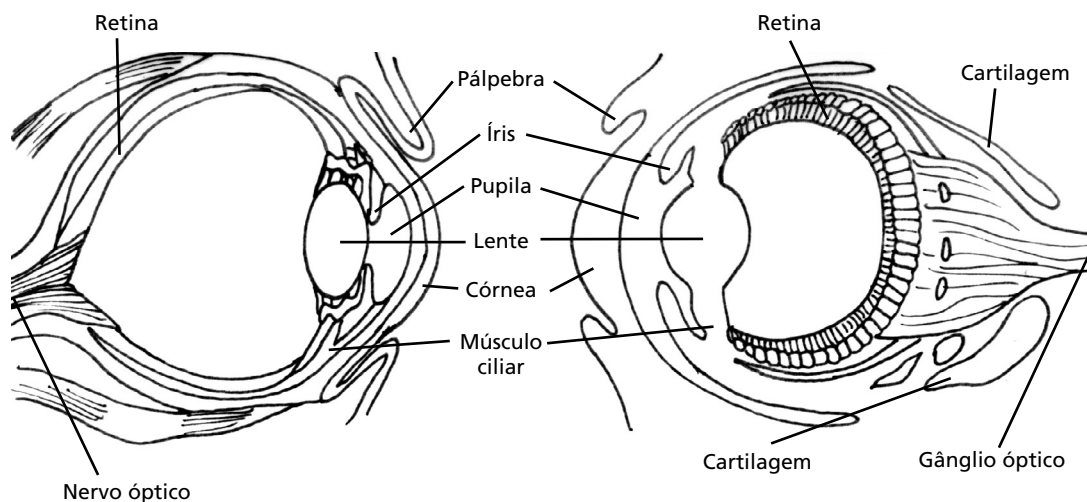


Figura 30.11: Olhos de acomodação de polvo e alguns vertebrados.

Olho composto

Alguns metazoários muito distintos taxonomicamente, como alguns anelídeos, bivalves e equinodermos, apresentam um tipo diferente de olho. Este é o **olho composto**, que apresenta seu maior grau de desenvolvimento em artrópodes como crustáceos e insetos.

O olho composto difere do olho em câmara por apresentar uma série de unidades independentes (pequenos olhos alongados) denominadas **omatídeos** (Figura 30.12). Alguns autores usam a denominação **olho em mosaico**, devido ao fato dele formar, no centro integrador do animal, uma série de imagens do mesmo objeto, semelhante a um mosaico.

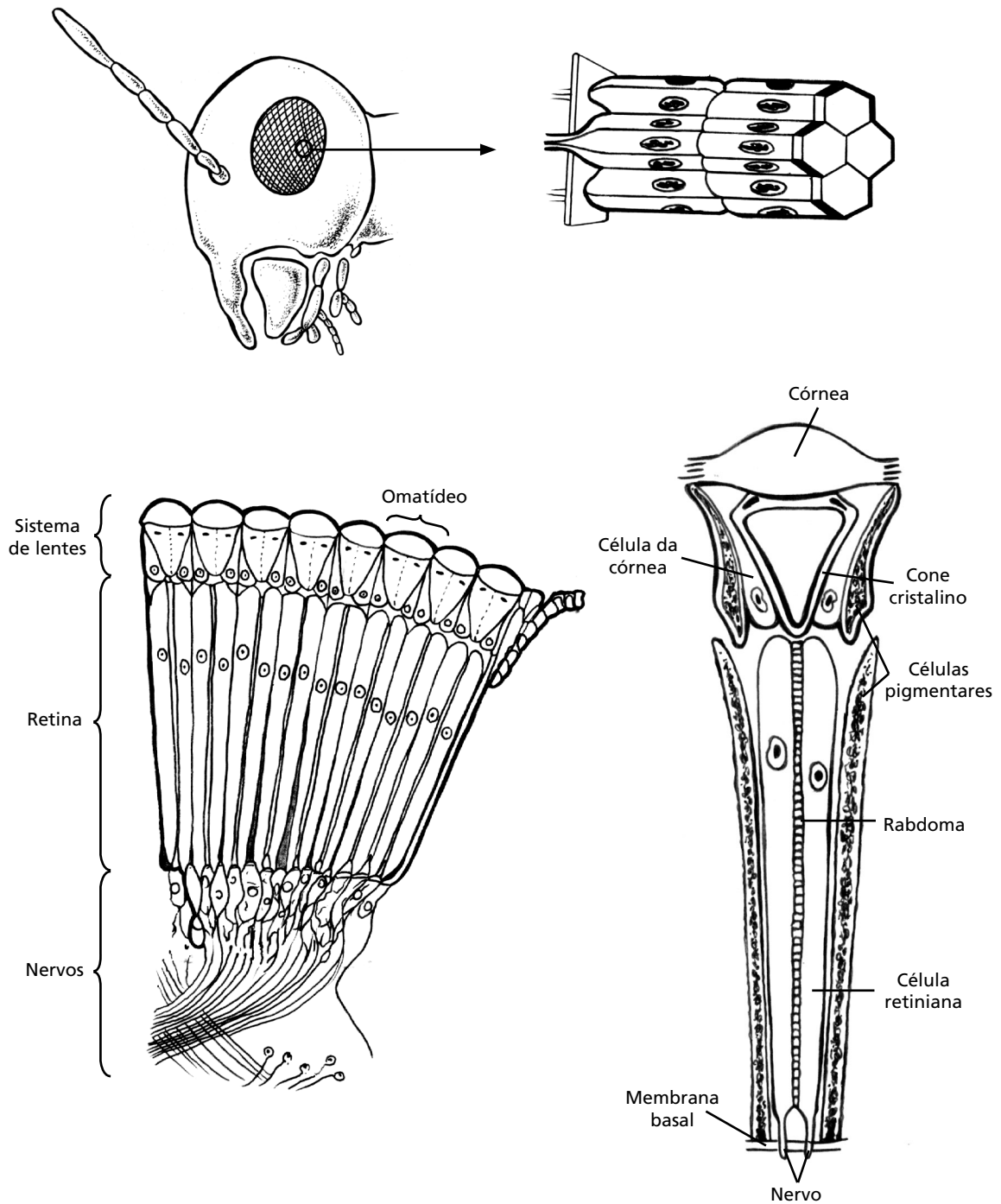


Figura 30.12: Olho composto de inseto e suas unidades funcionais (omátídeos).

Os olhos compostos podem ser formados por algumas dezenas ou milhares de omatídeos. A grande vantagem do omatídeo sobre os olhos em câmara é que, devido ao seu comprimento alongado, a imagem pode ser refletida várias vezes ao longo da parede do olho, até atingir o epitélio sensorial, não requerendo uma distância focal ou uma lente de acomodação. O animal captura imagens de objetos localizados a diferentes distâncias. Entretanto, como a imagem é múltipla, este tipo de olho não tem uma resolução tão boa como a dos olhos com lentes de vertebrados e cefalópodes.

Os olhos compostos, entretanto, permitem uma visão mais ampla (tente matar uma mosca por trás, ela provavelmente escapará). Além disso, a evolução de olhos compostos parece ser associada mais à necessidade de percepção de movimento do que à formação de imagens com boa resolução.

A disposição em mosaico faz com que qualquer movimento, por menor que seja, possa ser percebido pelo animal, pois o deslocamento alterará a posição em pelo menos uma ou algumas das unidades do mosaico de omatídeos.

O olho humano, por exemplo, não é adaptado para perceber movimentos rápidos como o da lagartixa. Nosso olho é capaz de armazenar na memória apenas 24 quadros por segundo. Este é o princípio do cinema; como no filme são passadas imagens estáticas (fotos) a uma velocidade de 35 quadros por minuto, nós não percebemos a mudança das pequenas fotos, e temos a impressão de movimento devido ao armazenamento da imagem anterior no cérebro. Uma abelha, com seu olho composto, é capaz de visualizar até 300 quadros por segundo. Ou seja, não leve sua abelha de estimação ao cinema, ela vai achar muito tedioso aquela sequência de imagens estáticas passando uma após a outra.



Repare que uma lagartixa só consegue preda pequenos insetos, pois se mantém praticamente imóvel até que eles se aproximem. Como a resolução da visão do olho composto dos insetos não é tão boa como a do olho em câmara dos vertebrados, o inseto não vê a lagartixa se esta estiver imóvel. Ela só consegue se alimentar de insetos devido ao seu movimento extremamente rápido, muitas vezes imperceptível para o nosso olho vertebrado, o qual somente consegue ver a lagartixa imóvel.

Alguns artrópodes aquáticos de hábito noturno, como camarões e lagostas, apresentam uma capacidade de transformar o olho em mosaico em um olho semelhante ao olho em câmara. Desta forma, em situações de baixa luminosidade, eles recolhem os pigmentos que isolam as unidades, fazendo com que apenas uma imagem seja formada a partir de vários omatídeos. Estes permitem uma melhor resolução com uma perda na capacidade de percepção de movimentos. São denominados **olhos de superposição**, enquanto os olhos compostos, nos quais cada omatídeo forma uma imagem de forma independente, são denominados **olhos de aposição**.

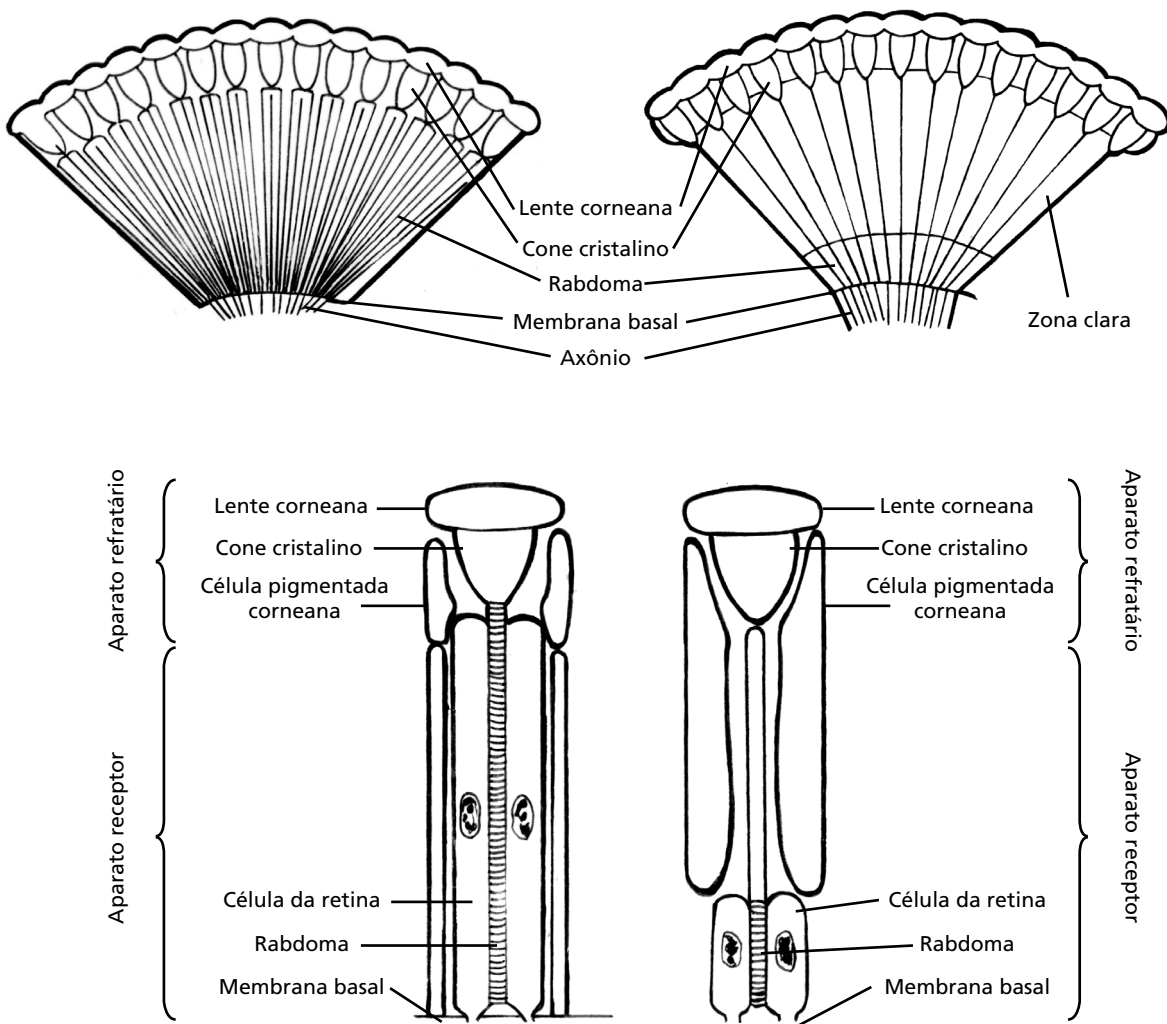


Figura 30.13: Olho composto de superposição. a) Adaptado à baixa intensidade luminosa (escuro) e b) adaptado à alta intensidade de luz.

Quimiorrecepção

A quimiorrecepção é a modalidade sensorial mais difundida entre os metazoários aquáticos, principalmente os marinhos. Isto se deve ao ambiente químico da água do mar, muito semelhante ao conteúdo celular e extracelular dos metazoários. Por estarem em equilíbrio osmótico, estes animais estão constantemente trocando substâncias com o meio.

É comum, entre os metazoários aquáticos, a secreção de pequenas quantidades de aminoácidos. Estes funcionam como uma espécie de “identidade” do animal em um ambiente onde o senso de visão (fotorrecepção) é restrito. Esta “identidade” permite aos animais reconhecer possíveis presas, predadores ou parceiros potenciais para a reprodução.

Primariamente, a quimiorrecepção não requer células sensoriais específicas; o contato de cada uma das células epiteliais com outras substâncias funciona como um mecanismo sensorial, como ocorre em poríferos e cnidários. A concentração de células quimiossensoriais em pequenas fendas e cavidades, cujo fluxo de água é mantido através de uma intensa ciliação, é comum em alguns platelmintos e poliquetos.

Em artrópodes aquáticos, as estruturas quimiossensoriais, geralmente na forma de cerdas ocas, estão mais situadas nas antenas e peças bucais. A percepção sensorial pode ser tão grande que algumas lagostas respondem a concentrações de até 10^{-10} molar (33mg em uma piscina olímpica) de um aminoácido específico. Em vertebrados aquáticos, a capacidade de recepção é também muito grande, embora seus receptores estejam dispersos por todo o corpo, porém com uma concentração maior na região bucal.

Embora a quimiorrecepção seja fundamental para animais aquáticos, esta é uma modalidade sensorial muito lenta, que depende da difusão dos íons e aminoácidos no meio aquático. Isto pode ser muito lento, requerendo, portanto, a utilização de outras modalidades sensoriais mais rápidas, como a mecanorrecepção (vibração) e a fotorrecepção.

Devido às características do ambiente aéreo, a quimiorrecepção não é tão fundamental para os animais aéreos quanto para os animais aquáticos. Neste caso, podemos efetuar ainda uma outra distinção entre a quimiorrecepção. Quando ela é efetuada pela percepção de substâncias em suspensão no meio aéreo, é denominada **olfato**; quando ocorre por dissolução de substâncias em meio líquido, recebe a denominação **gustação**.

Em insetos, por exemplo, a gustação está associada a receptores sensoriais localizados na probóscide, como nas moscas (repare como uma mosca “lambe” o alimento antes de comer). A olfação, por outro lado, está relacionada com receptores sensoriais associados às antenas.

Nos vertebrados, a distinção é ainda mais clara. Como as células quimiossensoriais têm de ter uma membrana delgada para facilitar a absorção de substâncias pelo meio, estas estão normalmente protegidas da dessecação do ambiente aéreo. Assim, a olfação ocorre dentro da cavidade nasal enquanto a gustação está associada a papilas dispersas na cavidade bucal, especialmente na língua.

Outras modalidades sensoriais

Além das modalidades acima citadas, muitos metazoários apresentam capacidade de percepção de temperatura (termorrecepção), pressão (barorrecepção), eletricidade (eletorrecepção) e magnetismo.

Temperatura

A termorrecepção é muito desenvolvida, principalmente em animais homeotérmicos como as aves e os mamíferos. Neles, este controle é fundamental à sua sobrevivência por permitir que eles “saibam” das condições térmicas do meio externo e por possibilitar o equilíbrio da temperatura interna. A termorrecepção ocorre também em hirudíneos que parasitam aves e mamíferos, sendo utilizada como estratégia para localizar o hospedeiro. De forma geral, as células termorreceptoras não são muito diferenciadas, estando dispersas por toda a superfície corpórea.

Pressão

A percepção de variações na pressão é utilizada por diversos metazoários aquáticos, principalmente formas planctônicas como medusas, ctenóforos e crustáceos copépodes. Embora não esteja claro quais células são responsáveis por tal tipo de recepção, essa capacidade está bem comprovada, e, provavelmente, é utilizada para que o animal perceba em que profundidade se encontra, já que a pressão da coluna de água é muito grande (cerca de 1 atmosfera a cada 10 metros de profundidade).

Eletricidade

A eletorrecepção é comum em alguns vertebrados aquáticos como raias e cações, no meio marinho, e o poraquê (ou peixe-elétrico), na água doce. Esses animais emitem sinais elétricos através de órgãos semelhantes a pilhas, os quais são utilizados como se fossem um radar, permitindo que tais animais não apenas se localizem mas também localizem presas ou obstáculos em ambientes de águas turvas, onde a visão é restrita.

Geomagnetismo

A percepção do campo magnético da Terra permite que o animal literalmente “navegue” utilizando uma bússola interna, que se alinha com o pólo norte magnético. Esta percepção se dá pela presença de placas metálicas magnetizadas, sendo muito desenvolvidas em aves migratórias, embora possa ocorrer também em algumas abelhas. Em aves, tal capacidade permite que o animal possa efetuar sua migração sem que necessite de pontos de referência em terra. É o que ocorre, por exemplo, com os pombos-correio, cuja habilidade de “voltar para casa” se deve à utilização da **PERCEPÇÃO DO CAMPO MAGNÉTICO DA TERRA**.

Algumas dessas modalidades estão sendo ainda estudadas e muitas ainda estão para ser descobertas. A dificuldade se deve ao fato de elas serem, em princípio, “estranhas” para nós, humanos, que não possuímos capacidade de percebê-las. Entretanto, é possível que novos experimentos nos levem a descobrir outras modalidades sensoriais nos animais, ou até concluir que mesmo os seres humanos possam ter modalidades ainda desconhecidas. Quem sabe um sexto sentido?

A PERCEPÇÃO DO CAMPO MAGNÉTICO DA TERRA

Foi descoberta, em bactérias, surpreendentemente, por volta de 1980. Não que estas estejam procurando efetuar grandes migrações como uma ave. De fato, o que ocorre é que estando o pólo magnético dentro da Terra, para elas, a orientação magnética permite que saibam onde é o interior do planeta. Tal característica é comum em bactérias anaeróbicas aquáticas, que ao se dirigir para o interior do sedimento (interior do planeta) evitam a oxidação pela água da superfície dos sedimentos.

RESUMO

O sistema sensorial é o responsável pela recepção de informações do ambiente e sua transdução em um sinal elétrico a ser transmitido pelo sistema nervoso.

As células sensoriais foram, primitivamente, células epiteliais simples que se diferenciaram, ao longo da evolução, em células especializadas – como no caso dos vertebrados – ou em neurônios modificados – como no caso dos demais metazoários. Essas células geralmente são encontradas em grupos e são ciliadas ou com microvilosidades, aumentando a superfície de contato com o meio e funcionando, no caso da mecanorrecepção, como alavancas. Com a especialização, cada tipo de célula é responsável por uma modalidade sensorial específica.

As principais modalidades sensoriais são a **mecanorrecepção**, a **propriocepção**, a **fotorrecepção** e a **quimiorrecepção**. A mecanorrecepção pode se dar na percepção de tato, vibração, audição ou mesmo posição do corpo e equilíbrio em função do tipo de epitélio e de seu grau de invaginação. A propriocepção fornece informações sobre o estado de contração da musculatura, ou seja, informa sobre a posição relativa das diferentes partes do esqueleto animal. A fotorrecepção pode variar desde a percepção ou não de luz até a formação de imagens através de olhos, tornando-se mais complexas quando providas de lentes. A fotorrecepção pode ser efetuada também por olhos compostos, os quais são formados por unidades funcionais, ou omatídeos, que permitem uma melhor percepção de movimentos se comparados a uma visão de boa resolução. Outras modalidades sensoriais também estão presentes nos metazoários, como a percepção de temperatura, pressão, eletricidade e campo magnético.

EXERCÍCIOS

1. Um pesquisador substituiu, através de uma microcirurgia, o estatólito de um crustáceo natante, substituindo-o por um pedaço de limalha de ferro. Após a cirurgia, o mesmo pesquisador colocou um ímã sobre o aquário onde o crustáceo estava nadando. Qual deve ter sido o comportamento do crustáceo e por quê?
2. Qual é a importância relativa da quimiorrecepção e da fotorrecepção para animais aquáticos e aéreos?

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula veremos como os metazoários se perpetuam ao longo do tempo, através da produção seqüencial de novos indivíduos por meio do processo de reprodução.

Reprodução

AULA

31

objetivo

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Entender as principais estratégias dos animais para se perpetuarem ao longo do tempo e ocuparem novos espaços de forma mais efetiva.

INTRODUÇÃO

A capacidade de reprodução de uma espécie ao longo do tempo, ou seja, sua capacidade de perpetuação, é uma das características utilizadas na definição dos animais (metazoários). A reprodução pode ocorrer através da simples produção de réplicas de um animal, como no caso da reprodução assexuada, ou através da junção de material genético proveniente de dois animais da mesma espécie (reprodução sexuada). No caso da reprodução sexuada, ocorre uma divisão reducional, denominada meiose, para que o novo indivíduo mantenha a mesma quantidade de material genético dos indivíduos que o originaram, ou seja, seus “pais”.

A seguir, veremos os principais tipos de reprodução assexuada e sexuada e as principais diferenças desses dois tipos de reprodução em relação à origem evolutiva e às condições ambientais em que ocorrem.

REPRODUÇÃO ASSEXUADA

A reprodução assexuada ocorre em grande variedade de grupos animais, desde formas estruturalmente simples, como as esponjas, até formas bem complexas, como os equinodermos e os artrópodes. Embora seja uma forma de reprodução muito simples, raramente é característica obrigatória dos metazoários. Conforme já visto, uma das sinapomorfias de metazoários é a reprodução sexuada, e a reprodução assexuada representa uma derivação para diferentes grupos animais em função, principalmente, do ambiente e da estratégia de vida deles. Portanto, consideramos a reprodução assexuada como um caráter homoplástico nos metazoários, pois origina-se de forma independente nos diferentes grupos.

Regeneração

Uma condição básica para que haja reprodução assexuada é a existência, no animal, de potencial de regeneração de partes do corpo. O fato de diversos grupos de animais apresentarem potencial regenerativo não significa que todos possam reproduzir-se assexuadamente. A passagem da capacidade de regeneração para a reprodução assexuada não foi necessariamente atingida por todos os grupos. As principais diferenças entre potencial de regeneração e capacidade de reprodução assexuada são:

- Na reprodução assexuada, é necessário que um indivíduo origine, pelo menos, dois indivíduos;

- Para que haja reprodução assexuada, a divisão do corpo ou a produção de novas partes deve ocorrer independentemente de haver lesão ou fragmentação do corpo, causada por algum agente externo.

Assim sendo, um animal não pode se dar ao luxo de apenas reproduzir-se quando sofre algum tipo de lesão, como ocorre na regeneração de partes do corpo. Para que haja reprodução assexuada, o potencial de regenerar partes do corpo deve ser induzido internamente.

A necessidade de um indivíduo originar pelo menos dois é também fundamental, pois, caso contrário, não estaria havendo multiplicação da espécie, mas apenas perpetuação de um único indivíduo, através da substituição de células, o que não configura uma reprodução propriamente dita.

Tipos de reprodução assexuada

A reprodução assexuada pode ocorrer de várias formas, sendo as mais comuns a **fissão ou cissiparidade**, o brotamento e a partenogênese.

- **Fissão ou cissiparidade**

A fissão ou cissiparidade é a forma mais primitiva de reprodução assexuada, muito similar ao que ocorre na divisão celular, sendo que, no caso dos metazoários, o animal (e não apenas uma célula) divide-se em duas partes, através de uma fissão do corpo. Cada parte pode originar novo indivíduo. A fissão ou cissiparidade pode ocorrer por divisão simples, em que um indivíduo parental origina dois indivíduos novos, ou mesmo quando um indivíduo origina centenas ou milhares de indivíduos novos, através de múltiplas divisões.

Esse tipo de reprodução assexuada ocorre em grande variedade de grupos de animais, principalmente naqueles de corpo mole, sendo comum em poríferos, cnidários, anelídeos e **EQUINODERMOS**.

Embora os **EQUINODERMOS** possuam estruturas esqueléticas rígidas, a reprodução assexuada é comum naquelas formas cujos esqueletos são ossículos internos, como no caso das estrelas-do-mar e dos pepinos-do-mar, não ocorrendo em ouriços-do-mar, que possuem carapaças rígidas completas.

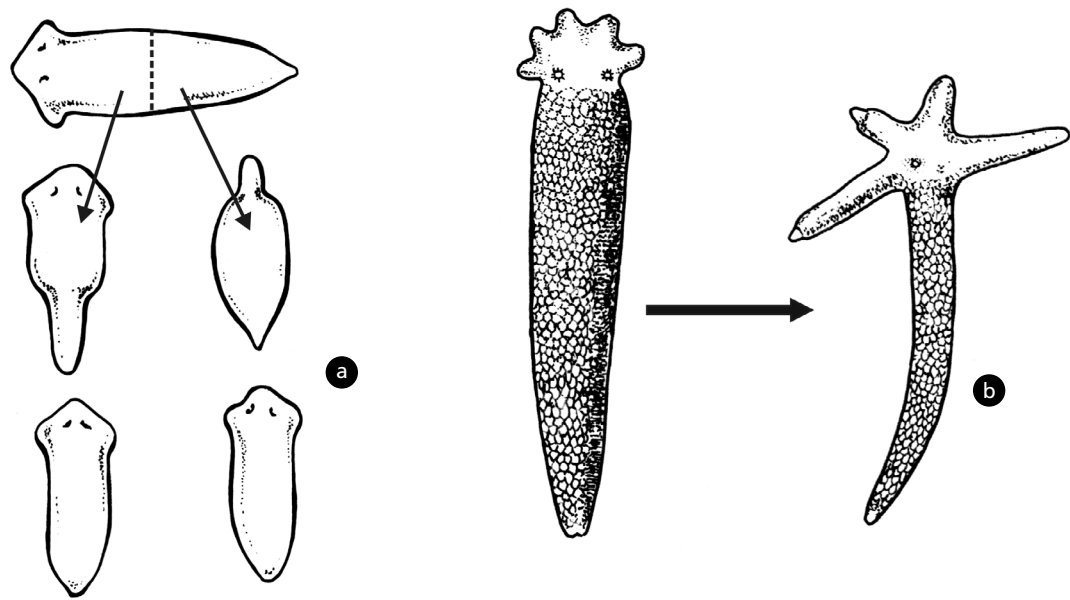


Figura 31.1: Reprodução assexuada por fissão. (a) Planária; (b) estrela-do-mar.

• Brotamento

Ocorre quando um novo indivíduo “brota” (semelhante a um broto de planta) do corpo de um indivíduo parental. É uma forma mais complexa de reprodução assexuada, ocorrendo nos mais diversos grupos de animais, principalmente nos de corpo mole, como em alguns anelídeos, cnidários e esponjas.

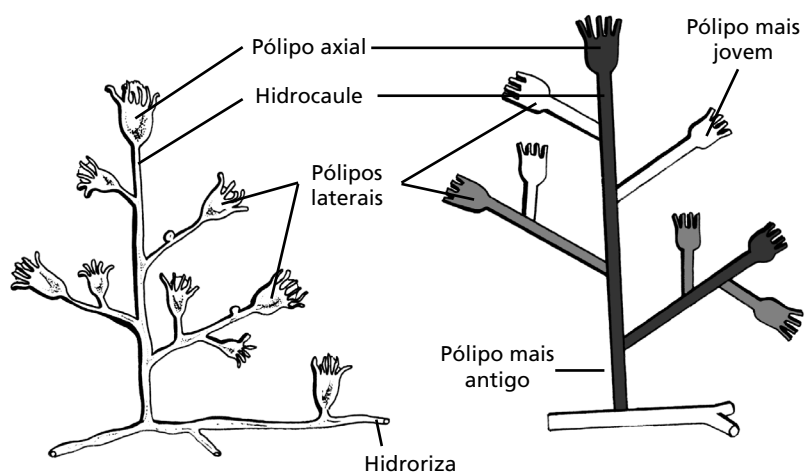


Figura 31.2: Reprodução assexuada por brotamento.

• Partenogênese

É a forma mais complexa de reprodução assexuada, sendo, provavelmente, derivada da reprodução sexuada. Muitas vezes, a partenogênese é considerada indevidamente como uma forma de reprodução sexuada.

Na **PARTENOGÊNESE**, são produzidas células gaméticas femininas (os óvulos), como na reprodução sexuada; entretanto, esses óvulos não são fecundados e esses começam a se dividir, originando um indivíduo novo a partir do material genético de um único indivíduo.

Essa estratégia de reprodução é comum em alguns grupos, como **ROTÍFEROS** e crustáceos de água doce (pulgas d'água). Como se vê, é comum em animais cuja reprodução assexuada por fissão ou brotamento não é possível devida à presença de esqueletos mais rígidos.

Embora em vários grupos a reprodução por partenogênese produza indivíduos sempre iguais, em alguns grupos os ovos não fecundados podem desenvolver-se originando machos, enquanto os ovos fecundados originam fêmeas, evidenciando ainda mais a relação entre reprodução assexuada por partenogênese e reprodução sexuada.

No caso da **PARTENOGÊNESE**, embora se formem “óvulos”, estes são originados por células de um único indivíduo, ou seja, são réplicas desse indivíduo materno (clones), não havendo troca de material genético, daí ser considerada uma forma de reprodução sexuada, apesar de ter se originado como uma modificação da reprodução sexuada através de gametas.

Como você deve lembrar, os **ROTÍFEROS** são pseudocelomados que apresentam uma cutícula muito espessa, semelhante a um esqueleto rígido. Recentemente, muitos pesquisadores têm sugerido que os pseudocelomados sejam, na realidade artrópodes degenerados, já que apresentam o fenômeno de muda (ou ecdise) durante o crescimento, caráter esse compartilhado apenas com artrópodes. Segundo esses pesquisadores, os artrópodes e pseudocelomados formariam um táxon denominado **Ecdysozoa**.

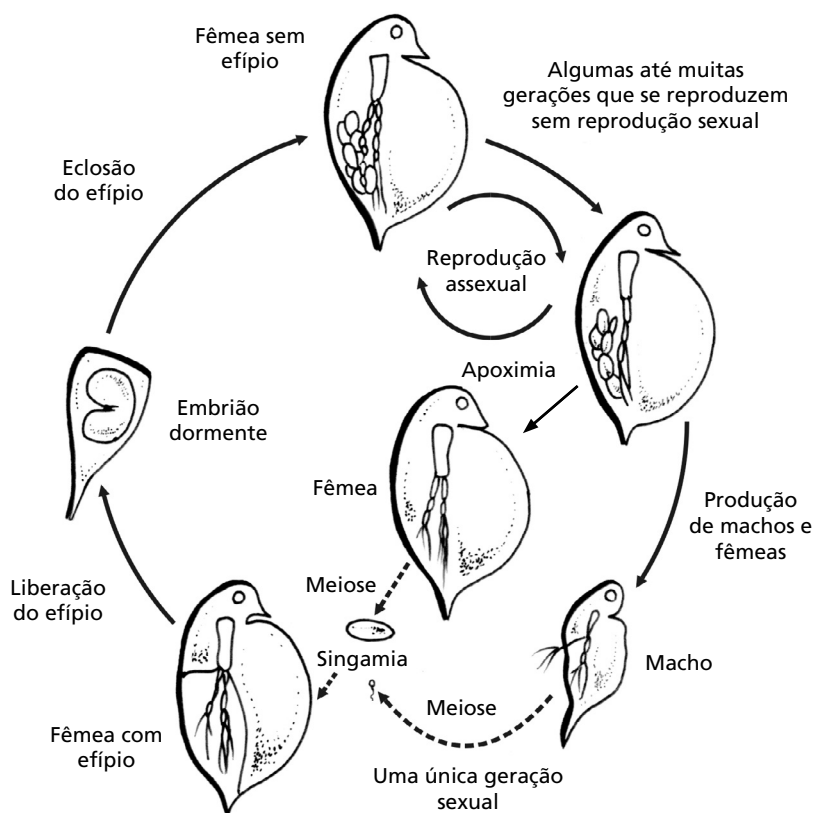


Figura 31.3.a: Reprodução assexuada por partenogênese: cladóceros.

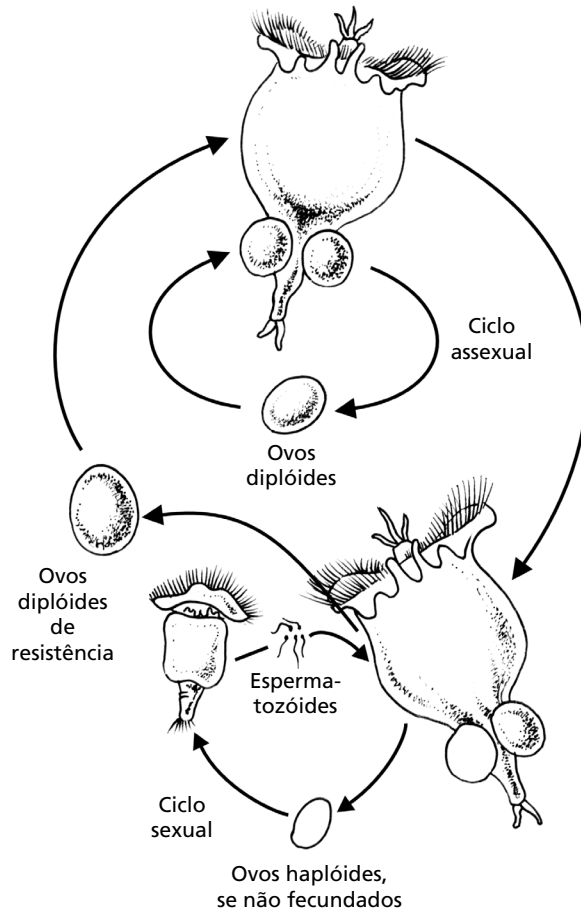


Figura 31.3.b: Reprodução assexuada por partenogênese: Rotíferos.

REPRODUÇÃO SEXUADA

A reprodução sexuada é característica de alguns grupos de protistas, indicando que seu surgimento precede a própria origem dos metazoários. O padrão geral encontrado nos metazoários é o de animal cujas células somáticas, isto é, todos os tecidos do corpo, exceto os gametas, são diplóides ($2n$). Células diplóides produzem os gametas masculinos e femininos, que são haplóides (n), através de uma divisão reducional (meiose). Desta forma, o encontro dos gametas de indivíduos diferentes leva à formação de um zigoto diplóide ($2n$) e, conseqüentemente, a um animal diplóide.

Os gametas são produzidos por tecidos germinativos que podem, em muitos casos, formar estruturas complexas denominadas **gônadas**. As gônadas masculinas são denominadas **testículos** e as femininas, **ovários**.

Os gametas produzidos por estas gônadas são geralmente diferentes (**ANISOGAMIA** ou **HETEROGAMIA**) sendo, os espermatozóides (gametas masculinos) de menor tamanho e com capacidade de natação através de flagelos e os óvulos (gametas femininos) maiores e sem capacidade de locomoção. Esse padrão geral é o mesmo, seja em animais de organização simples do corpo, como os poríferos, seja em um animal mais complexo, como um ser humano. Em alguns grupos, como nos cnidários, pode haver uma alternância de gerações: uma geração haplóide produzida assexuadamente e uma diplóide produzida sexuadamente. No entanto, o padrão de animais diplóides, com células gaméticas haplóides é o mais comumente encontrado.

ANISOGAMIA – do grego *aniso* = desigual + *gamia* = gametas em contraposição à *isogamia* (*iso* = igual).

HETEROGAMIA – do grego *hetero* = diferente + *gamia* = gametas. Os dois termos (anisogamia e heterogamia) são normalmente utilizados como sinônimos.

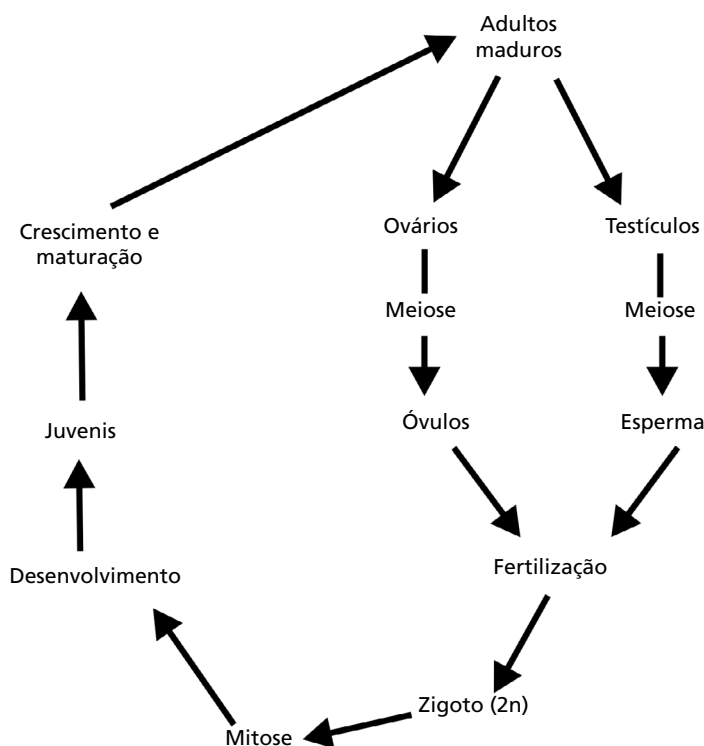


Figura 31.4: Padrão geral da reprodução de metazoários.

Os gametas produzidos pelas gônadas ou por tecido germinativo, como a parede do **CELOMA**, devem ser liberados, para que ocorra a fertilização. Essa liberação pode ocorrer por morte dos organismos paterno e materno, como acontece aos animais que morrem quando se reproduzem (**semélparos**), como é o caso de alguns moluscos, anelídeos, artrópodes

CELOMA

Ver Aula 19 do Módulo 2.

e vertebrados, Nos **itereóparos**, a liberação não necessita da morte do indivíduo parental; assim, esta pode dar-se por dutos especializados que se originam das gônadas (origem mesodérmica).

Em função do ambiente em que vive o animal, os gametas podem ser liberados diretamente no meio (gametas nus), através de cápsulas (espermatóforos), ou podem ser inoculados diretamente no outro indivíduo (a futura mãe), como ocorre nos seres humanos. Em ambientes aquáticos marinhos, onde as condições do meio são bem constantes e sua constituição química é muito semelhante à dos líquidos celulares dos gametas, a liberação no meio com **fecundação externa** é mais comum. E nos ambientes continentais, principalmente nos aéreos, onde o meio é completamente diferente do interno (líquido), é também mais usual a **fecundação interna**, com os gametas não tendo contato com o meio ambiente.

Por que reproduzir-se sexualmente?

A reprodução sexuada envolve uma série de problemas para o organismo como, por exemplo, a necessidade de produção de gametas e a de os gametas de indivíduos diferentes se encontrarem. Entretanto, sua ocorrência em todos os grupos de metazoários indica que esta deve apresentar algumas vantagens, que no entanto, não são observáveis para os indivíduos: as vantagens da reprodução assexuada só são válidas para a espécie e, portanto, são vantagens do ponto de vista evolutivo.

Entre as principais vantagens da reprodução sexuada temos:

- **Variabilidade genética**

Na formação do zigoto, ocorre encontro de gametas de indivíduos diferentes, apresentando, portanto, material genético diferenciado com uma recombinação gênica. Com essa variabilidade genética maior, a espécie pode se adaptar a condições ambientais diversificadas, o que permite que a espécie sobreviva em ambiente que pode mudar ao longo do tempo, ou mesmo variar quanto ao espaço. Com variabilidade genética maior, a probabilidade de surgir um genoma adequado às condições diferenciadas aumenta.

- **Eliminação de genes deletérios**

Outra consequência da recombinação gênica é que genes deletérios (inviáveis) que eventualmente tenham surgido devido a mutações, durante a formação dos gametas, podem ser eliminados através do complemento gênico do outro indivíduo. Dessa forma, o animal pode manter a composição de seu genoma mais constante ao longo do tempo.

Por que a reprodução assexuada se manteve em diversos grupos animais?

Para entendermos o surgimento da reprodução assexuada em diferentes grupos animais de forma independente, veremos onde vivem estes animais. De maneira geral, a reprodução assexuada é comum em animais aquáticos, sendo que nos marinhos é mais freqüente nas formas coloniais sésseis, como corais, briozoários e ascídeas. Na água doce ela também é muito comum, principalmente em animais que habitam corpos de água temporários, como poças de água e áreas inundadas.

A ocorrência de reprodução assexuada em animais marinhos sésseis está provavelmente associada a uma estratégia de aproveitamento de um recurso escasso, no caso de um substrato adequado como uma rocha em um ambiente entremarés. A colonização inicial de um ambiente novo se dá pelo assentamento de um indivíduo novo originado por reprodução sexuada. Este indivíduo, ao se estabelecer em um ambiente novo, ainda a ser ocupado, é induzido a se reproduzir assexuadamente de forma a ocupar o ambiente novo, o mais eficientemente possível.

No caso dos ambientes aquáticos temporários, é observado que, com o surgimento de um ambiente novo, após uma chuva ou enchente, ovos produzidos sexuadamente são eclodidos e os indivíduos que aí se desenvolvem encontram um ambiente novo a ser conquistado. A reprodução sexuada permite rápida colonização deste novo ambiente, pois a produção de gametas e a procura de parceiros levariam muito tempo, quando o recurso novo a ser explorado (no caso o novo ambiente) já não esteja disponível ou já tenha sido explorado por outros animais. Essa estratégia é muito comum em rotíferos, que são os primeiros colonizadores de ambientes aquáticos novos, produzindo sexuadamente, ovos de resistência que apenas eclodem quando do alagamento do novo ambiente.

Portanto, a reprodução assexuada surge em diferentes grupos que apresentam como condição plesiomórfica a reprodução sexuada, como estratégia na colonização de novos ambientes.

Gonocorismo e hermafroditismo

No processo padrão de reprodução sexuada discutido anteriormente, os gametas masculinos e femininos são produzidos por indivíduos diferentes. Esses apresentam, portanto, dois sexos (sexos separados): macho e fêmea.

Entretanto, em muitos grupos animais pode acontecer que um mesmo indivíduo produza gametas masculinos e femininos, ao mesmo tempo ou em diferentes fases da vida. Esses animais são denominados **hermafroditas**, enquanto que aqueles que apresentam sexos separados (indivíduos machos ou fêmeas) são denominados **gonocoristas**. Os hermafroditas que possuem gônadas femininas e masculinas, ao mesmo tempo, são denominados **hermafroditas simultâneos**, enquanto que as formas que apresentam sexos diferentes ao longo de sua vida são denominados **hermafroditas seqüenciais**, como ocorre com as populares (e deliciosas) garoupas.

O hermafroditismo é um tipo especial de reprodução sexuada (não confundir com reprodução assexuada) que também surgiu de forma independente em diferentes grupos animais.

Os animais hermafroditas têm um custo energético muito maior que os gonocoristas, pois têm de utilizar recursos para produção tanto de gônadas masculinas quanto femininas. Seu surgimento, de forma homoplástica em diferentes grupos de animais, deve ser avaliado considerando-se seu hábito de vida.

Um dos exemplos mais notáveis é o dos moluscos e anelídeos. Esses dois grupos de animais têm como plesiomorfia o ambiente marinho, isto é, se originaram-se no ambiente marinho, onde ainda são muito comuns, enquanto que algumas formas conquistaram ambientes continentais de água doce, ou mesmo o aéreo. As formas marinhas, de ambos os grupos, são geralmente gonocoristas, enquanto que as formas continentais (água doce ou aéreas) são hermafroditas.

Uma hipótese para explicar essa convergência de hábitos reprodutivos é a de que, no ambiente continental, o encontro de parceiros é dificultado pelas baixas densidades e características do ambiente. Assim, pelo hermafroditismo, qualquer indivíduo da mesma espécie é um parceiro em potencial, enquanto que nas formas gonocoristas, apenas parte dos indivíduos da mesma espécie são parceiros compatíveis (machos ou fêmeas). Assim, o hermafroditismo, apesar do custo energético, apresenta vantagem evolutiva em ambiente diferente daquele de origem desses grupos animais.

Determinação de sexo

• Genética

É a forma mais conhecida de determinação de sexo, já que é a maneira pela qual o sexo é determinado nos seres humanos. Nesse caso, os gametas masculinos produzem complementos cromossômicos diferentes. Por exemplo, em grupos muito distintos, como seres humanos e moscas-de-fruta (*Drosophila*), podem-se formar gametas (haplóides) com um cromossomo X ou um cromossomo Y. Como todos os óvulos possuem cromossomo X, na fecundação formam-se os pares de cromossomos XX ou XY, os quais determinam o sexo feminino (XX) ou masculino (XY). Entretanto, outras formas de determinação genética ocorrem em outros grupos animais. Assim, em algumas abelhas, os gametas podem possuir um cromossomo X ou nenhum cromossomo equivalente (usualmente denominado 0). Neste caso, na fecundação pode-se formar um animal com dois cromossomos X (XX) ou apenas com um (X0), sendo, neste caso, um macho e, no anterior, uma fêmea.

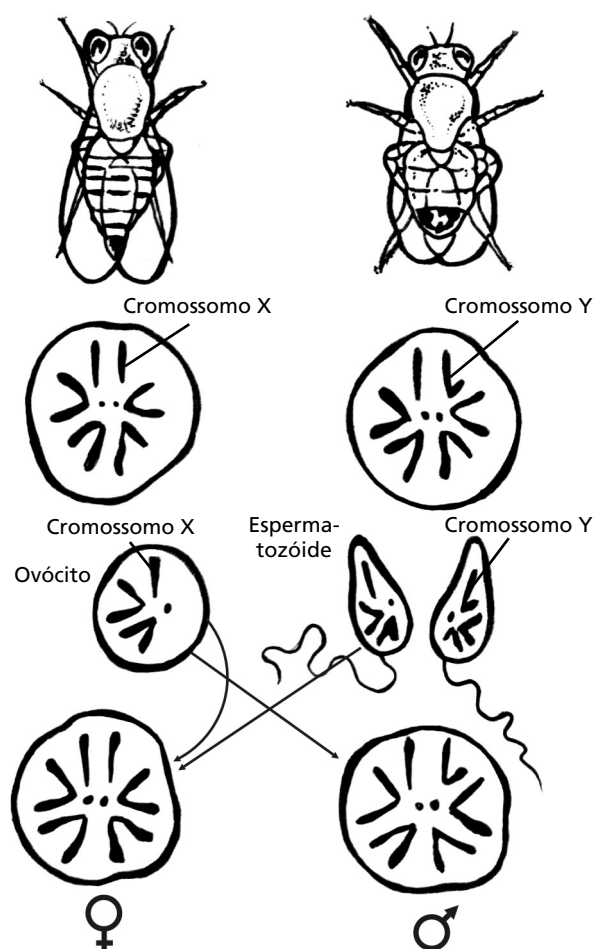


Figura 31.5: Determinação genética de sexo.

• Maternal

Na determinação maternal do sexo, os gametas masculinos e femininos são sempre iguais quanto ao número de cromossomos; entretanto, podem ser encontradas variações quanto ao tamanho dos ovócitos (gametas femininos). Ovócitos de grande tamanho originam fêmeas, enquanto ovócitos pequenos originam machos de pequeno tamanho que maturam muito cedo. Isso leva a uma diferença morfológica entre machos e fêmeas, denominada **DIMORFISMO SEXUAL**.

O **DIMORFISMO SEXUAL**, em que o macho se desenvolve mais cedo e é muito menor do que a fêmea e é muito comum no reino animal, mesmo em formas cuja determinação do sexo é genética ou ambiental. Nesses casos, o macho tem uma função biológica mais restrita, sendo um mero produtor de espermatozoides para a fêmea. Um bom exemplo deste fenômeno do macho anão será visto a seguir, na determinação ambiental do sexo.

• Ambiental

Neste caso, como no caso anterior, gametas masculinos e femininos apresentam o mesmo complemento cromossômico. Entretanto, o zigoto formado não tem sexo definido até que entre em contato com o ambiente, o qual vai selecionar o sexo mais adequado para aquele local e momento.

Os caramujos do gênero *Crepidula*, por exemplo, não têm sexo definido, mesmo quando adultos. Estes animais têm o hábito de se amontoarem na época da reprodução. Quando indivíduos adultos se encontram, a posição de um deles, relativamente ao outro, é o que vai determinar o seu sexo; assim, o indivíduo que estiver por cima (**Figura 31.6**) produz gametas masculinos e o que estiver por baixo, femininos. Caso haja mais de dois indivíduos amontoados, aqueles que estiverem entre os demais se tornam hermafroditas e os extremos (em cima e embaixo) serão indivíduos machos ou fêmeas.

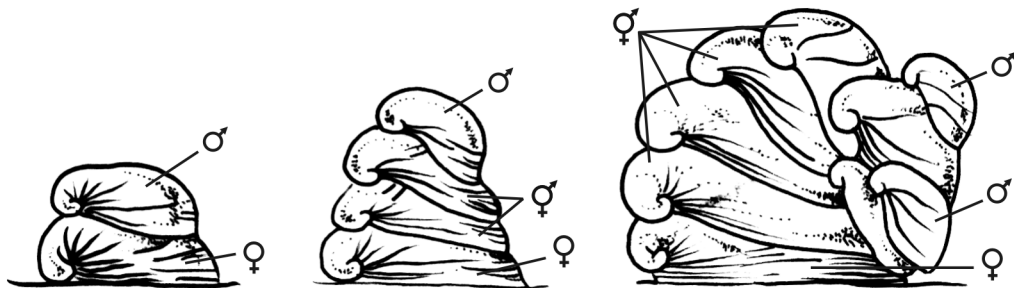


Figura 31.6: Determinação ambiental de sexo no gastrópode *Crepidula*.

Em alguns casos, o ambiente determina o sexo, quando o animal se metamorfoseia de larva para adulto. Isso ocorre no equiúro *Bonellia viridis*. O embrião, assim como a larva que se origina a partir dele, não tem sexo definido. O adulto é o animal que habita o sedimento de grandes profundidades marinhas, sendo todos fêmeas (Figura 31.7). A larva natante, quando atinge a fase em que vai se metamorfosear, isto é, vai sair da coluna d'água e atingir o sedimento (hábito de vida do adulto), pode se tornar macho ou fêmea, dependendo do ambiente. Se essa larva se **assentar** no sedimento, ela se metamorfoseará em uma fêmea, podendo atingir até 2m de comprimento. Caso a larva não se assente sobre o sedimento, mas sobre o corpo, de uma fêmea, ela será ingerida pela fêmea e se metamorfoseará em um macho-anão, que atinge um tamanho não muito maior que alguns milímetros, passando o resto da vida como “parasita” da fêmea.

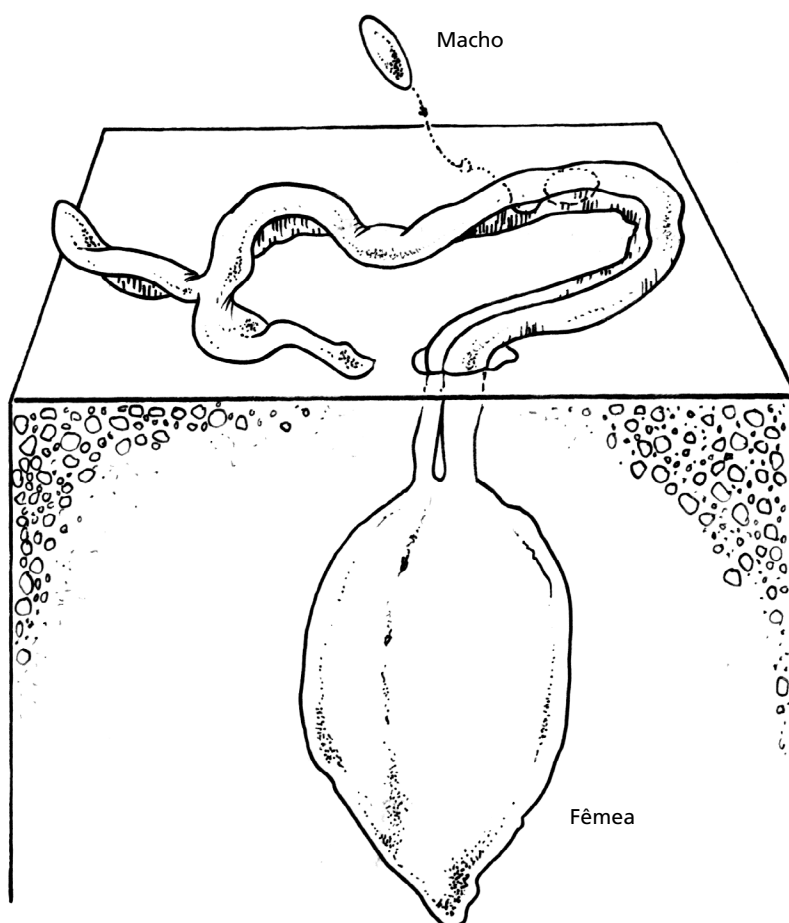


Figura 31.7: Determinação ambiental de sexo no equiúro *Bonellia*. Observe a diferença de tamanho e forma entre macho e fêmea.

CONSIDERAÇÕES GERAIS

Embora os animais apresentem padrão comum de reprodução, esta também está sujeita a uma série de alterações, em função das condições ambientais e populacionais. Dessa forma, homoplasias são muito comuns, como é o caso da reprodução assexuada e do hermafroditismo. Essas homoplasias ocorrem em diferentes grupos animais, cujo padrão reprodutivo plesiomórfico é a reprodução sexuada com sexos separados – condição esta já existente nos primeiros metazoários que surgiram no planeta. Os diferentes padrões de reprodução estão, portanto, muito relacionados com o ambiente onde vivem os animais, embora os mecanismos celulares envolvidos na reprodução sexual sejam praticamente os mesmos em todos os animais.

RESUMO

A capacidade de perpetuação das espécies, ao longo do tempo, é resultado do mecanismo de reprodução. Este pode ocorrer através da produção de simples réplicas ou clones de um indivíduo, como na reprodução **assexuada**, ou através da junção de material genético de dois indivíduos como na **reprodução sexuada**.

A reprodução assexuada pode se dar por **fissão** (ou **cissiparidade**), **brotamento** e **partenogênese** (com produção de ovos não fecundados). A reprodução **sexuada** se dá através da produção de gametas masculinos e femininos por animais de sexos separados, ou por aqueles que representem ambos os papéis sexuais, denominados **hermafroditas**. A reprodução sexuada está associada a uma maior variabilidade genética em ambiente variável e à eliminação de genes deletérios que possam surgir por mutação. A reprodução **assexuada** está associada a organismos sésseis ou a colonizadores de novos ambientes, sendo geralmente alternada com a reprodução **sexuada**. O **hermafroditismo** parece ser uma derivação também associada à conquista de novos ambientes, como na colonização da água doce e da terra, por moluscos e anelídeos. A determinação do sexo do animal nem sempre é **genética**, como no caso dos seres humanos; ela pode ser **maternal**, ou mesmo **ambiental**, quando o zigoto e o embrião não têm sexo definido até que encontrem outro indivíduo da mesma espécie.

EXERCÍCIO

Em alguns filmes de ficção científica que se passam no futuro aparecem seres humanos mutantes que habitam os subterrâneos da terra e que se diferenciam dos demais por serem hermafroditas. Existe alguma base adaptativa para esse exercício de imaginação?

INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, veremos como, após a reprodução, os animais se transformam em adultos e como a mudança do ambiente do embrião para o adulto pode afetar sua morfologia ao longo da vida.

Exercícios de fixação

Módulo 01

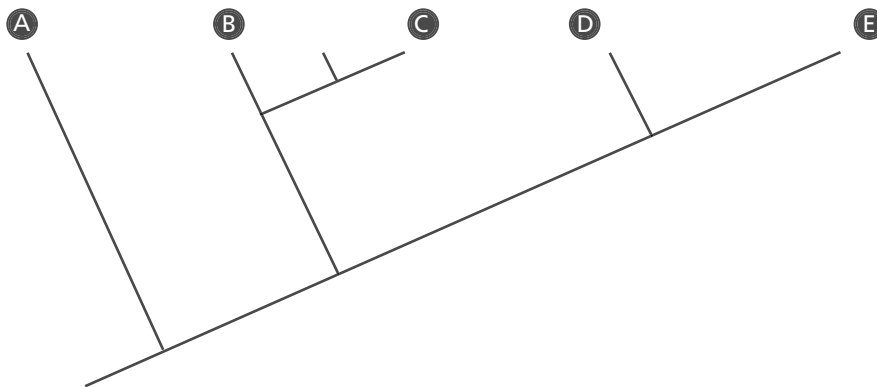
objetivo

- Aplicar e exercitar o conteúdo abordado neste módulo.

Pré-requisito

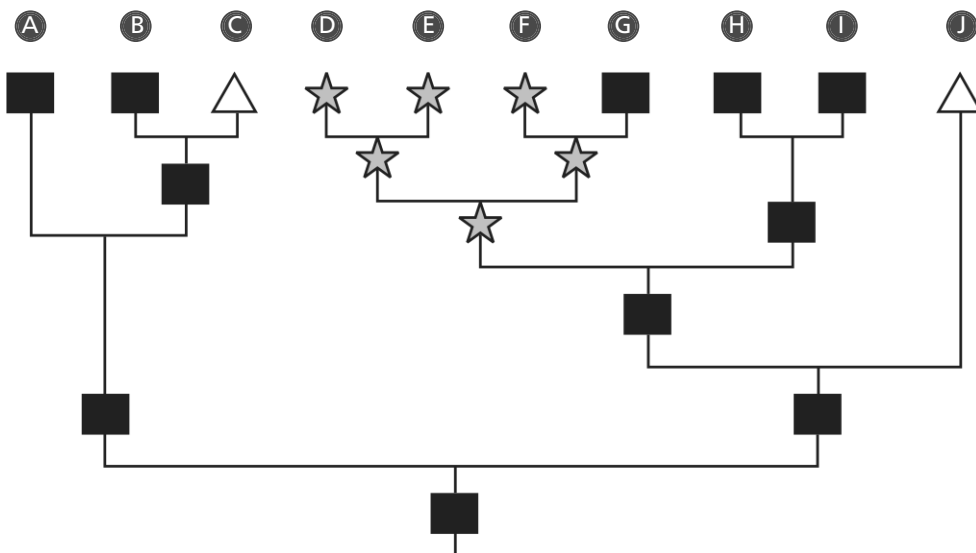
Aulas do Módulo 1.

1. Defina agrupamento monofilético, parafilético e polifilético.
2. No que a taxonomia tradicional, a numérica e a cladística diferem entre si?
3. Com base na figura a seguir, indique quais grupos monofiléticos, parafiléticos e polifiléticos podem ser formados.



4. Com base na hipótese abaixo, que tipo de grupos serão formados se forem consideradas apenas as espécies:

- a) {F, G, H, I, J};
- b) {D, E, G};
- c) {B, I};
- d) {A, B, F};
- e) {D, E, F, G}?



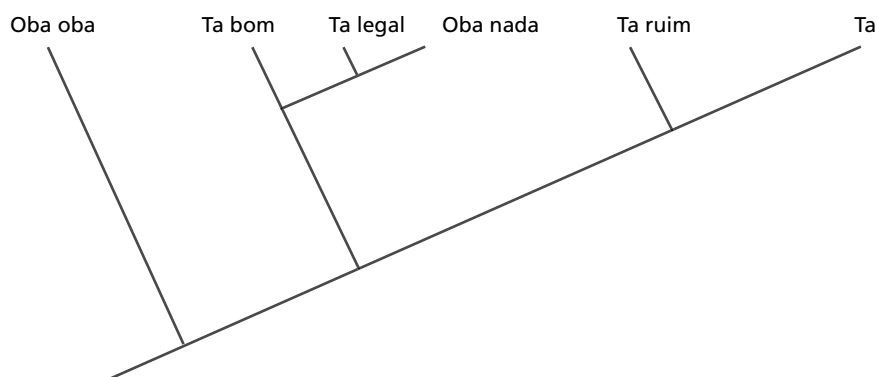
5. Quais os grupos monofiléticos encontrados na figura acima?

6. Observando a transformação dos caracteres na filogenia apresentada anteriormente, descreva os tipos de compartilhamento de caracteres encontrados e em que caracteres eles ocorrem.

7. Dos caracteres relacionados a seguir, pesquise em que estado são encontrados Arachnida, Aves, Insecta, Mammalia, Mollusca e Protista. Em seguida, construa uma matriz codificando os estados de cada caráter para cada táxon. Finalmente, realize uma análise cladística a partir dessa matriz, considerando Protista como grupo-externo e os demais como grupo-interno.

1. Número de células que formam o corpo (uma/várias)
2. Tipo de reprodução (assexuada/sexuada)
3. Deuterostomia (ausente/presente)
4. Esqueleto interno (ausente/presente)
5. Clivagem espiral do ovo (ausente/presente)
6. Sistema nervoso ventral (ausente/presente)
7. Protostomia (ausente/presente)
8. Penas (ausentes/presentes)
9. Glândulas mamárias (ausente/presente)
10. Concha (ausente/presente)
11. Esqueleto externo quitinoso (ausente/presente)
12. Crescimento por muda (ausente/presente)
13. Olhos compostos (ausente/presente)
14. Antenas articuladas (ausente/presente)
15. Quatro pares de patas (ausente/presente)

8. Com base no cladograma a seguir, responda a qual tipo de agrupamento, monofilético, parafilético ou polifilético, corresponde o gênero *Ta*.



9. Com base nos caracteres apresentados na matriz a seguir, proponha agrupamentos taxonômicos.

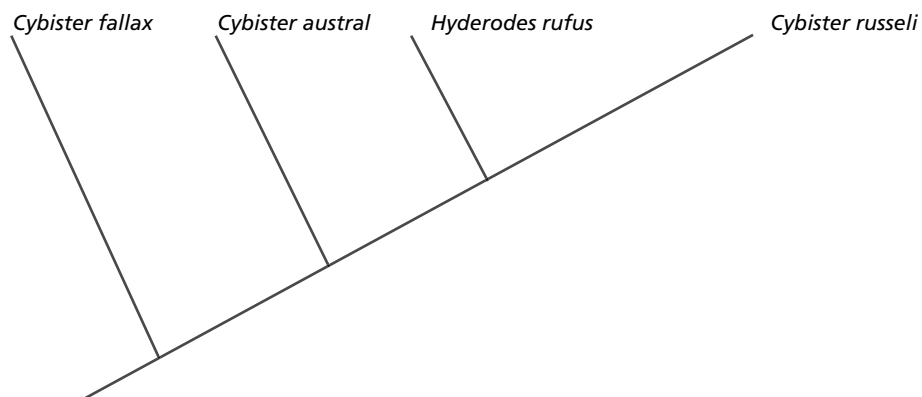
Táxons/Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8
Ás de copas	1	1	1	1	1	1	1	1
Ás de ouros	1	1	1	1	1	1	0	0
Ás de espadas	1	1	1	0	0	0	0	0
Ás de paus	1	0	0	1	0	0	0	0

10. Construa uma nova matriz, adicionando à matriz anterior o táxon Coringa preto e considerando que tal táxon apresenta o estado plesiomórfico (0) para todos os caracteres.

11. Realize uma análise cladística com base na nova matriz que você construiu.

12. Explique a incongruência entre os caracteres 2, 3 e 4.

13. Suponha que ao realizar uma análise cladística, envolvendo o gênero *Cybister* Curtis, 1787 e *Hyderodes* Sharp, 1882, você tenha obtido a seguinte hipótese:



Comente quais procedimentos taxonômicos e nomenclatórios serão necessários para que sejam considerados apenas táxons monofiléticos.

14. Realize uma análise cladística com base na matriz abaixo e proponha a hipótese mais parcimoniosa, considerando o táxon *Cruz credo* como grupo externo.

Táxons/Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Cruz credo</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coisa atoa</i>	1	1	0	0	1	0	0	1
<i>Coisa boa</i>	0	1	1	0	1	1	1	1
<i>Coisa ruim</i>	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Essa foi boa</i>	1	1	1	0	1	0	0	1

15. Realize uma revisão nomenclatória e proponha uma classificação para o resultado da análise cladística realizada a partir da matriz anterior, considerando apenas táxons monofiléticos.

16. Por que o antigo táxon “Vermes”, criado por Linneus, não é considerado válido atualmente? Justifique sua resposta.

17. Por que o táxon Invertebrata, criado por Lamarck, não é considerado válido atualmente? Justifique sua resposta.

18. Por que o termo “peixe”, atualmente, não tem valor taxonômico?

19. O que é Centro de Origem e Dispersão de espécies?

20. Quais as primeiras referências de que os organismos teriam surgido em uma única região e que, a partir dele, teriam se dispersado?

21. Como podemos explicar a distribuição atual de um determinado organismo?

22. Através da análise cladística, verificou-se que as espécies *Tal pessoa*, que se encontra distribuída pela região Neotropical, e *Qual criatura*, que ocorre na África, formam um grupo monofilético. Analisando a distribuição geográfica das duas espécies, como você pode explicar tal distribuição?

Introdução à Zoologia

Gabarito

No caso do primeiro carácter (quadrado), trata-se de um paralelismo, e o estado quadrado escuro é uma homoplasia que surgiu independentemente duas vezes. No segundo caso (círculo), trata-se de uma reversão, pois o ancestral de B apresenta círculo escuro que, ao sofrer uma reversão, passou à condição plesiomórfica deste grupo. Como este estado passou do ancestral comum de A, B, C e D para A, A e D apresentam o mesmo estado do carácter.

■ O grupo EF é monofilético, pois todos os seus membros descendem de um ancestral comum e único a eles. O grupo BC é parafilético, pois embora os dois tenham um ancestral comum, alguns descendentes deste ancestral não pertencem ao grupo (D, E e F).

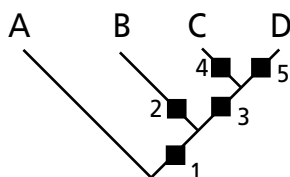
■ O grupo AD é polifilético, pois do ancestral comum entre A e D saem dois outros grupos um monofilético (EF) e outro parafilético (BC).

1) Levantamento de caracteres e codificação: 1 – Patas (0 – ausente, 1– presente); 2– Rabo (0– sem rabo, 1– com rabo); 3– Coloração do corpo (0– uniforme, 1– listrado); 4– Orelha (0– ausente, 1– presente); 5– Boca e língua (0– ausente, 1– presente).

Matriz de caracteres

Táxon / Caracteres	1	2	3	4	5
A	0	0	0	0	0
B	1	1	0	0	0
C	1	0	1	1	0
D	1	0	1	0	1

Cladograma mais parcimonioso

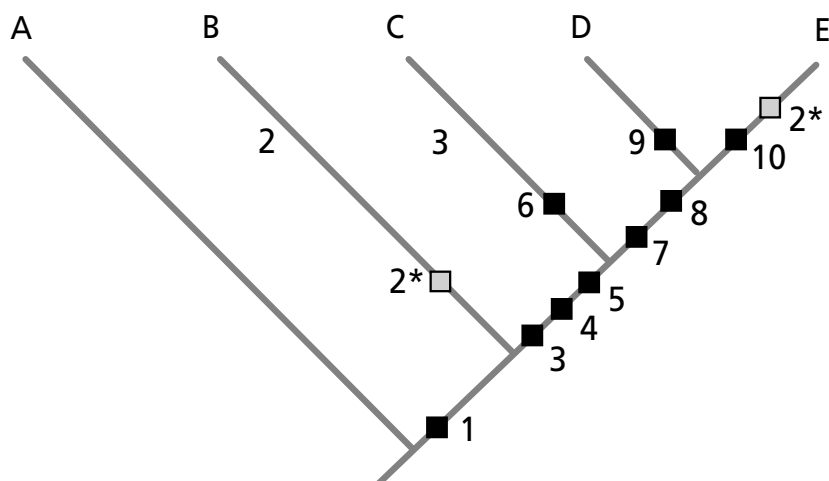


2) Levantamento de caracteres e codificação: 1– Olhos (0– ausentes, 1– presentes); 2– Gravata (0 – ausente, 1– presente); 3– Coloração do corpo (0–uniforme, 1–branca com pintas pretas); 4– Barba (0–ausente, 1–presente); 5– Rabo (0– ausente, 1– presente); 6– Chapéu (0– ausente, 1– presente); 7– espinhos (0– ausentes, 1 – presentes); 8 – Antenas (0– ausentes, 1– presentes); 9– Boca (0– ausente, 1– presente); 10– Pé-de-pato (0– ausente, 1– presente).

Matriz

Táxon / Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
C	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0
D	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0
E	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1

Cladograma mais parcimonioso



Como você pode perceber, o caráter 2 nos conta uma história evolutiva diferente daquela contada pelos caracteres 3, 4, 5, 7 e 8. Se utilizarmos o caráter 2, podemos agrupar os táxons B e E; contudo, se utilizarmos os caracteres 3, 4, 5, 7 e 8, podemos agrupar os táxons C, D, E, com base nos caracteres 3, 4 e 5, e subagrupar os táxons D e E, com base nos caracteres 7 e 8. Em qualquer das opções de agrupamento, encontraremos homoplasias; isto é, se considerarmos o agrupamento C, D e E, o caráter 2 será homoplástico para os táxons B e E; se considerarmos o agrupamento B e E, os caracteres 3, 4, e 5 serão homoplásticos para os táxons C, D e E e os caracteres 7 e 8 serão homoplásticos para os táxons D e E. Como você viu nesta aula, devemos optar pela hipótese mais parcimoniosa e, neste caso, a hipótese apresentada como gabarito é a mais parcimoniosa. A hipótese gerada a partir do caráter 2 apresentará quatro passos a mais, ou seja, quatro homoplasias a mais do que a do gabarito.

Aula 9

Existem vários exemplos citados no texto, mas cabe aqui ao aluno lembrar algum nome que ele conheça de seu meio. Por exemplo, o gongolo é conhecido em alguns lugares do Brasil também como ambuá, bicho-bola, bicho-de-ouvido, caramuji, gongolô, piolho-de-cobra ou surrupeio.

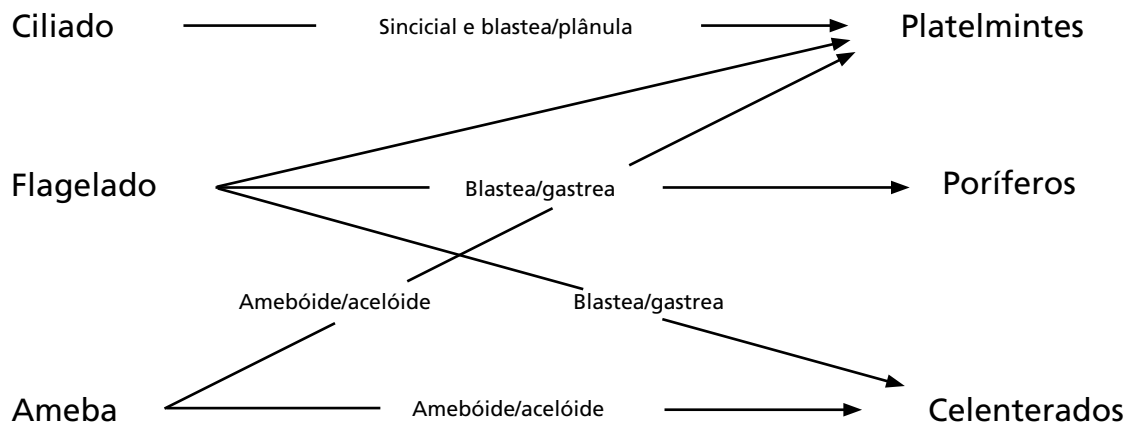
Também cabe aqui lembrar nomes de sua vivência ao aluno. Por exemplo, macaco é um nome popular que pode ser utilizado para várias espécies; a aranha, é outro caso e assim por diante.

■ O nome deve ser aplicado à espécie descrita em 1986 devido ao princípio da prioridade. Este é um caso de homonímia, no qual a espécie de 1986 é o homônimo sênior e, a de 1987, o homônimo júnior. A espécie descrita em 1987 deve, por sua vez, receber um novo nome.

■ O nome válido, que recebe o nome de sinônimo sênior, deve ser aquele que foi publicado antes. O outro, sinônimo júnior, é considerado um nome não válido para se referir à espécie encontrada. Está envolvido neste caso o princípio da prioridade.

■ Como é uma família nova, esta deve ser denominada a partir do nome do gênero utilizado para descrevê-la. Os nomes da categoria de família devem receber o sufixo *-idae*. Desta forma, a nova família deverá ser denominada Paridae.

Possivelmente, o aluno poderá classificar os objetos em: móveis (sofá, cadeiras, mesa, televisão etc.) e imóveis (janela, porta). Os móveis, por sua vez, podem ser divididos em objetos eletrônicos (televisão, aparelho de som) ou não eletrônicos (sofá, cadeira, mesa etc.).



Considerando que a área do cilindro é o seu perímetro multiplicado pelo seu comprimento e que o volume é a área da sua circunferência multiplicada pelo seu comprimento, temos:

$$\text{CILINDRO 1} = \text{ÁREA} = 2\pi r \times 1 = 2 \times 3,14 \times 1 \times 1 = 6,28$$

$$\text{VOLUME} = \pi r^2 \times 1 = 3,14 \times 1^2 \times 1 = 3,14$$

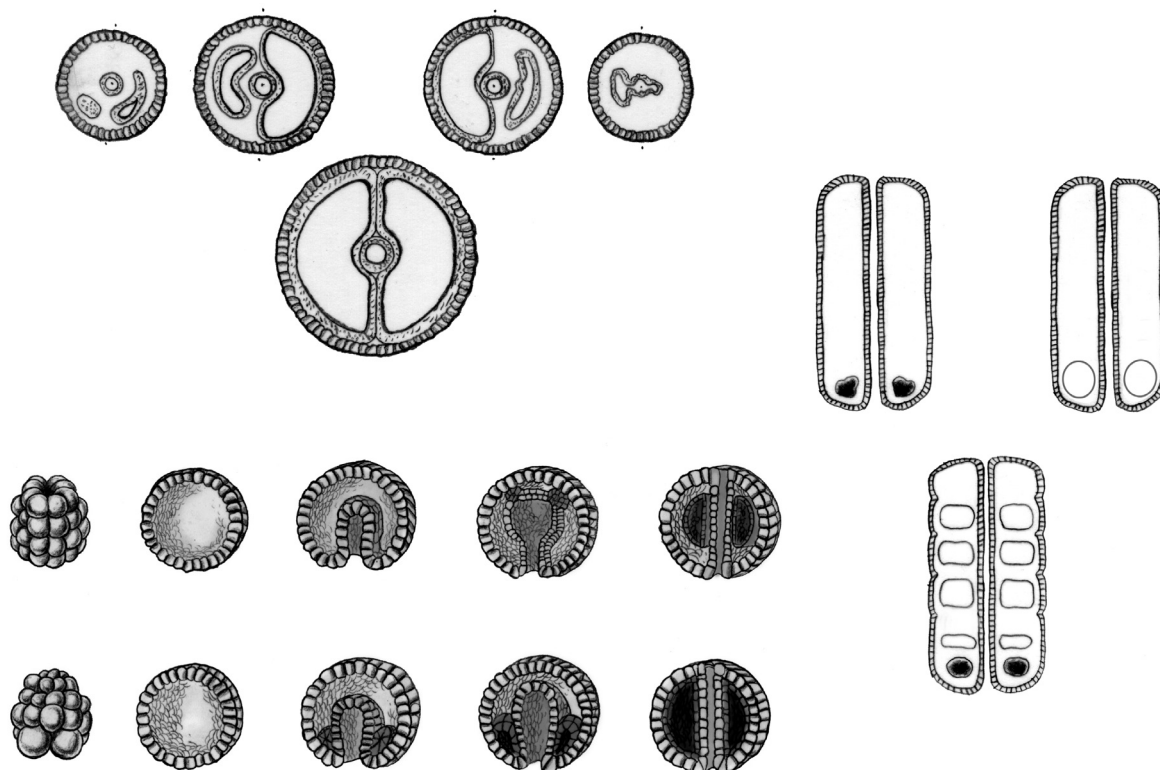
$$\text{RELAÇÃO ÁREA/VOLUME} = 6,28/3,14 = 2$$

$$\text{CILINDRO 2} = \text{ÁREA} = 2\pi r \times 1 = 2 \times 3,14 \times 1 \times 2 = 12,56$$

$$\text{VOLUME} = \pi r^2 \times 1 = 3,14 \times 1^2 \times 2 = 6,28$$

$$\text{RELAÇÃO ÁREA/VOLUME} = 12,56/6,28 = 2$$

A relação área/volume não se modifica quando o cilindro se alonga, assim, o crescimento animal longitudinal é muito comum, pois evita os problemas relacionados à diminuição da relação área/volume.



Quase todas as vantagens do celoma são válidas para outras cavidades. No entanto, o surgimento do celoma junto com a metameria é que talvez explique a grande diversidade morfológica e adaptativa de alguns metazoários, quando comparados àqueles que apenas possuem outra cavidade.

Diversas teorias sobre origem evolutiva do celoma e da metameria se baseiam nas evidências embriológicas, como proposto inicialmente por Haeckel. A teoria locomotória, por exemplo, baseia-se na ontogenia esquizocélica dos protostomados, partindo da hipótese de que tenham surgido, evolutivamente, fissões na forma de fendas dentro do mesoderma, da mesma forma que se observa na embriologia. A teoria enterocélica ou do ciclomerismo se baseia na ontogenia enterocélica, na qual o celoma se forma através de bolsas que se soltam do tubo digestivo.

Aplicando a fórmula do Número de Reynolds: $u \times d / \nu$ onde: u = velocidade do animal, d = dimensão do animal e ν = viscosidade cinemática do meio, temos, padronizando tudo para metros, como resultado:

Para a tainha é: $1 \times 0,3 / 0,000001 = 300.000$ e

para o peixe-borboleta é: $0,3 \times 0,15 / 0,000001 = 45.000$

Ou seja, o Número de Reynolds para o peixe-borboleta é mais do que 6 vezes maior do que para a tainha. Portanto, esta, ao nadar, necessita bater suas nadadeiras com maior frequência, pois o mar para o peixe-borboleta é mais viscoso do que para a tainha.

1) No caso do movimento do Nereis, a porção do corpo que está em contato com o substrato é justamente aquela que está distendida e não a que está contraída. Esta porção distendida é que estende os parapódios para dar tração. No caso da minhoca, a tração é dada pela porção dilatada da onda, não pela estendida (ou esticada). É na porção dilatada que estão as cerdas. Assim, a fase da onda onde existe tração com o substrato é oposta nos dois casos, daí o Nereis apresentar ondas diretas e nas ondas retrógradas (minhoca).

2) Como visto, os animais de praia de corpo mole escavam usando uma mesma estratégia, que é a ancoragem seguida da retração do resto do corpo. Como visto, são grupos taxonômicos muito distintos (Arenicola é um poliqueta, Donax é um molusco e Metapeachia é um cnidário). Esse tipo de locomoção só pode ter evoluído de forma independente nesses grupos, sendo, portanto, características homoplásticas.

3) Um animal com a dimensão de uma baleia tem uma relação área/volume extremamente pequena e, portanto, um número de Reynolds muito alto. Nesses casos, a força para levar este animal a se movimentar não pode partir da superfície (como no caso da locomoção ciliar) pois não seria suficiente para carregar um corpo volumoso. A solução é a força para a locomoção ser gerada pelo volume e não pela área do corpo, daí a predominância da locomoção muscular.

1) As serpentes usam dois tipos de rastejamento principais: no rastejamento por ondas peristálticas, o movimento é por ondas retrógradas, que correm ao longo do corpo, semelhante ao que ocorre em minhocas. Mas utilizando-se da retração ou do relaxamento dos músculos, que ligam as costelas às escamas ventrais, que tem o mesmo papel das cerdas na minhoca, ou seja, fixar o corpo no substrato nos pontos de máxima contração do corpo.

2) Em ambos os casos, a locomoção se dá por movimentos laterais do corpo por ondas diretas (mesmo sentido do movimento) cuja função principal é arremessar os apêndices para a frente, os quais, vão puxar o corpo durante a locomoção. A grande diferença é que no caso dos poliquetas, os apêndices não são articulados, enquanto que nos jacarés a locomoção é mais eficiente devido à articulação de seus apêndices.

Aula 24

Como visto, a classificação pode variar conforme o ambiente e o tipo de alimento. Assim, alguns autores consideram a estrela-do-mar como predador (aqui foi denominada pastadora) e alguns consideram animais que filtram microalgas, também como pastadores, pois seriam formas herbívoras. A classificação utilizada nesta aula considera, portanto, apenas o método utilizado e não a constituição química do alimento. Entretanto, alguns animais ocupam posições intermediárias entre as classificações. Um predador rastreador, por exemplo, não difere muito de um pastador.

Aula 25

Provavelmente, devido à alta pressão parcial de oxigênio no meio, este tenha atingido o trato digestivo dos cupins. Como os simbiontes que quebram a celulose para o cupim são flagelados anaeróbicos obrigatórios, estes devem ter morrido em contato com o oxigênio, incapacitando o cupim de digerir seu alimento.

1. Ao colocar o ímã sobre o aquário, este deve ter atraído o grão de ferro para cima, excitando as células localizadas na região superior do estatocisto. Isto deve ter levado o animal a nadar de cabeça para baixo, já que o seu gânglio cerebral estará interpretando que o centro da Terra está no topo do aquário.
2. Em animais aéreos, a fotorrecepção ou visão é muito importante, principalmente, nas formas que vivem sobre o substrato (e não enterradas). A fotorrecepção é importante devido à grande velocidade deste tipo de informação. Em ambientes aquáticos, embora a visão possa ser importante, esta se restringe às porções mais superficiais da água, principalmente no ambiente marinho. Neste caso, apesar de ser uma percepção muito lenta, a quimiorrecepção se torna mais importante, principalmente quando se considera que no meio aquático existe uma grande abundância de substâncias dissolvidas, as quais estão sendo constantemente trocadas ou absorvidas pelas células dos metazoários aquáticos.

O hermafroditismo pode ter surgido como adaptação reprodutiva para aumentar a chance de fecundação entre indivíduos da mesma espécie, quando existe dificuldade de encontro, devido ao ambiente em que vivem ou às baixas densidades populacionais. Nesse sentido, o exercício de imaginação tem lógica, já que seres subterrâneos provavelmente teriam grande dificuldade de encontrar parceiros em potencial; assim, qualquer indivíduo da mesma espécie seria parceiro em potencial, por ser hermafrodita.

1. Grupo Monofilético é aquele que inclui uma espécie ancestral e todas as suas espécies descendentes. Grupo Paraafilético é aquele formado por apenas uma parte dos descendentes de uma mesma espécie ancestral. Grupo polifilético é aquele formado por algumas espécies descendentes de dois ou mais grupos monofiléticos.

2. Na escola cladista, a formação de agrupamentos retrata as relações de parentesco estabelecidas através de ancestralidade comum. Ela fundamenta-se na teoria evolutiva e baseia-se apenas em sinapomorfias para propor agrupamentos taxonômicos. Tanto a taxonomia tradicional quanto a taxonomia numérica não estão fundamentadas na teoria evolutiva. A taxonomia tradicional produz agrupamentos (classificações) intuitivos, geradas pela sensibilidade dos pesquisadores. A taxonomia numérica gera agrupamentos baseados no maior número de semelhanças – similaridade geral.

3. Grupos monofiléticos – (A, B, C, D, E, F); (B, C, D, E, F); (B, C, D); (C, D); (E, F). Grupos paraafiléticos = (A, B, C, D, E); (A, B, C, D, F); (A, B, C, E, F); (A, B, D, E, F); (A, C, D, E, F); (A, B, C, D); (B, C, D, E); (B, C, D, F); (B, D, E, F); (B, C); (B, D). Grupos polifiléticos = (A, C, E); (A, C, F); (A, D, E); (A, D, F); (A, B); (A, C); (A, D); (A, E); (A, F); (B, E); (B, F); (C, E); (C, F); (D, E); (D, F).

4. a) grupo paraafilético, b) grupo paraafilético, c) grupo polifilético, d) grupo polifilético, e) grupo monofilético.

5. Grupos monofiléticos - (A, B, C, D, E, F, G, H, I, J); (A, B, C); (B, C); (D, E, F, G, H, I, J); (D, E, F, G, H, I); (D, E, F, G); (D, E); (F, G); (H, I).

6. Caráter retângulo: se considerarmos o conjunto de todas as espécies, ele representa uma sinapomorfia; se forem consideradas as espécies A, B, H e I, ele representa uma simplesiomorfia; se for considerada apenas a espécie G, ele representa uma reversão. Caráter triângulo é uma homoplasia para as espécies C e J. Caráter estrela: representa uma sinapomorfia para as espécies D, E, F e G, mesmo tendo se modificado na espécie G; se forem consideradas somente as espécies D, E e F, ele representa uma simplesiomorfia.

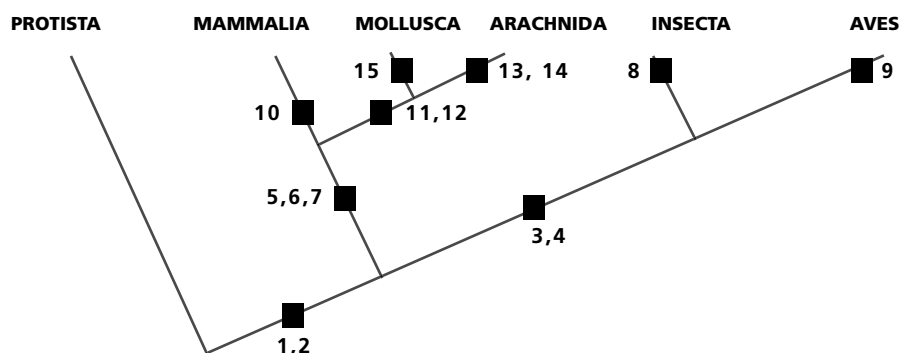
7. Matriz com a distribuição dos estados de cada caráter pelos táxons.

Táxon / Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
ARACHNIDA	V	S	A	A	P	P	P	A	A	A	P	P	A	A	
AVES	V	S	P	P	A	A	A	P	A	A	A	A	A	A	A
INSECTA	V	S	A	A	P	P	P	A	A	A	P	P	P	P	A
MAMMALIA	V	S	P	P	A	A	A	A	P	A	A	A	A	A	A
MOLLUSCA	V	S	A	A	P	P	P	A	A	C	A	A	A	A	A
PROTISTA	U	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A

Matriz codificada. Para cada caráter, os primeiros estados foram codificados como 0 (zero) e o segundo como 1 (um).

Táxon / Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
ARACHNIDA	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1
AVES	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
INSECTA	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0
MAMMALIA	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MOLLUSCA	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0
PROTISTA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

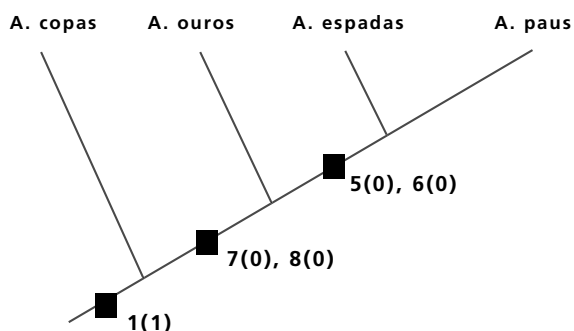
Resultado da Análise Cladística, considerando Protista como grupo-externo.



8. O gênero *Ta* é um táxon parafilético. Segundo a hipótese apresentada, o ancestral comum mais próximo às espécies do gênero *Ta* (*T. bom*, *T. legal*, *T. ruim* e *T. cru*) é ancestral também da espécie *Oba nada*. Desta forma, as espécies do gênero *Ta* não possuem um ancestral exclusivo delas. Para ser considerado um táxon monofilético o gênero *Ta* terá de incluir a espécie *Oba nada*.

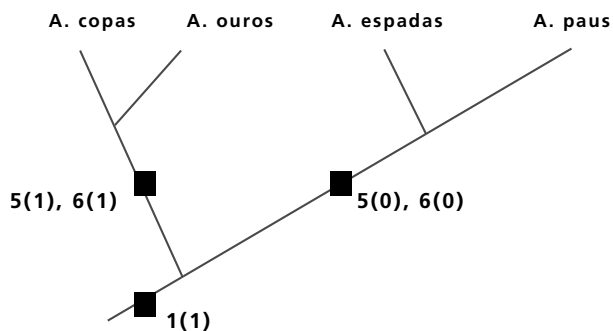
9. Se não for utilizada nenhuma metodologia específica, para a matriz dada podem ser formados os seguintes agrupamentos taxonômicos:

– Em todas as hipóteses o agrupamento de todas as espécies é sustentado pelo estado “1” do caráter 1.



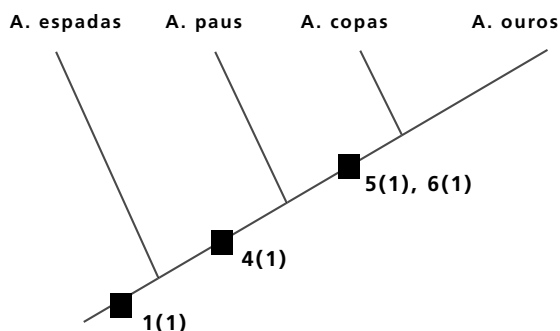
– O agrupamento (*A. ouros*, *A. espadas*, *A. paus*) é sustentado pelo estado “0” dos caracteres 7 e 8.

– O agrupamento (*A. espadas*, *A. paus*) é sustentado pelo estado “0” dos caracteres 5 e 6.



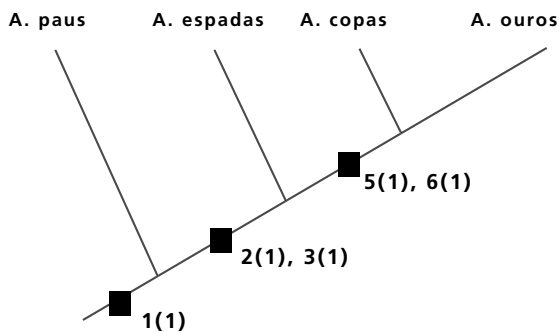
– O agrupamento (*A. copas*, *A. ouros*) é sustentado pelo estado “1” dos caracteres 5 e 6.

– O agrupamento (*A. espadas*, *A. paus*) é sustentado pelo estado “0” dos caracteres 5 e 6.



– O agrupamento (*A. paus*, *A. copas*, *A. ouros*) é sustentado pelo estado “1” do caráter 4.

– O agrupamento (*A. copas*, *A. ouros*) é sustentado pelo estado “1” dos caracteres 5 e 6.

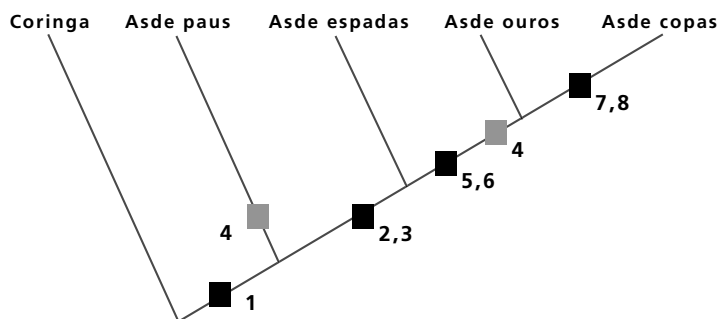


– O agrupamento (*A. espadas*, *A. copas*, *A. ouros*) é sustentado pelo estado “1” dos caracteres 2 e 3.

– O agrupamento (*A. espadas*, *A. paus*) é sustentado pelo estado “1” dos caracteres 5 e 6.

Táxon / Caracteres		1	2	3	4	5	6	7	
ASDE COPAS		1	1	1	1	1	1	1	1
ASDE OUROS		1	1	1	1	1	1	0	0
ASDE ESPADAS		1	1	1	0	0	0	0	0
ASDE PAUS		1	0	0	1	0	0	0	0
CORINGA PERTO		0	0	0	0	0	0	0	0

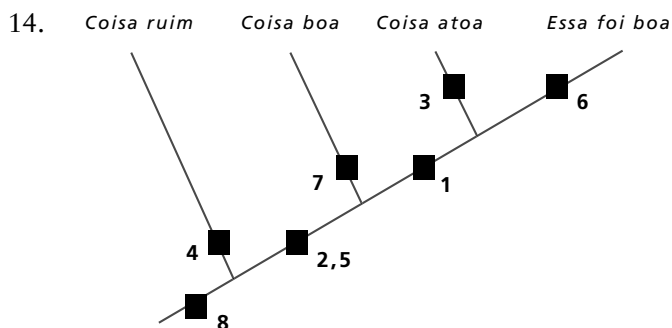
11. Cladograma mais parcimonioso.



12. Esses caracteres contam histórias evolutivas diferentes. Os caracteres 2 e 3 indicam o parentesco entre os táxons *As de copas*, *As de ouros*, *As de espadas*, enquanto o caráter 4 indica o parentesco entre os táxons *As de copas*, *As de ouros*, *As de paus*. Segundo o princípio da parcimônia, deve-se aceitar a hipótese mais curta, isto é, a que necessite de menos passos para explicá-la. Dessa forma, devemos aceitar a hipótese que apresenta apenas uma homoplasia em detrimento da hipótese que apresenta duas homoplasias.

13. Segundo a hipótese apresentada, o gênero *Cybister* não forma um táxon monofilético. Dessa forma, para que sejam considerados apenas táxons monofiléticos deve-se:

- sinonimizar o gênero *Hyderodes* com o gênero *Cybister* que tem prioridade sobre o primeiro;
- realizar a nova combinação. Desta forma a espécie descrita originalmente como *Hyderodes rufus* passa a ser denominada como *Cybister rufus*. Então, o gênero *Cybister* passa a ser composto pelas espécies *C. australis*, *C. fallax*, *C. rufus* e *C. russeli*.



15. Segundo a análise acima, o gênero *Coisa* não forma um táxon monofilético. Dessa forma, para que sejam considerados apenas táxons monofiléticos deve-se:

- sinonimizar o gênero *Essa* com o gênero *Coisa* e, conseqüentemente, realizar uma nova combinação para a espécie *Essa foi boa*. Então, passa-se a ter o gênero *Coisa* composto pelas espécies *C. ruim*, *C. boa*, *C. atoa* e *C. foi boa*; ou
- manter o gênero *Essa* com a espécie *E. foi boa*, o gênero *Coisa* com uma única espécie (a descrita primeiro) e criar dois novos gêneros, um para cada uma das espécies alocadas anteriormente no gênero *Coisa*. É necessário, também, promover uma nova combinação para essas duas espécies. Em termos nomenclatórios, é mais coerente adotar-se a primeira opção, uma vez que, embora correta, a segunda formará vários gêneros monotípicos (gêneros formados por uma única espécie).

16. O táxon Vermes reunia animais de aspecto vermiforme ou hábito parasita, sendo estas as únicas características utilizadas para sustentá-lo. Atualmente, é sabido que o aspecto vermiforme e que o hábito parasita surgiram, inúmeras vezes e em linhagens distintas, a partir de ancestrais de vida livre. Desta forma, representam homoplasias e não devem ser utilizadas para a formação de um táxon. Se forem utilizadas, formarão táxons polifiléticos.

17. O táxon Invertebrata foi criado para agrupar os filos de animais que não possuem coluna vertebral, sendo esta a única característica utilizada para sustentá-lo. A ausência de coluna vertebral corresponde a uma plesiomorfia e, portanto, não deve ser utilizada para a formação de um táxon.

18. O táxon “Pisces” representa um grupo parafilético, uma vez que não apresenta um ancestral comum exclusivo dele. Os tetrápodes também são descendentes do mesmo ancestral que deu origem a todos os peixes. Assim, os táxons válidos de vertebrados com mandíbulas são: Chondrichthyes (peixes cartilagosos), os Actinopterygii (peixes ósseos com nadadeiras raiadas) e Sarcopterygii (peixes ósseos com nadadeiras carnosas e tetrápodes).

19. É o local onde as espécies se originam e a partir do qual se dispersam.

20. As primeiras referências de centro de origem e dispersão dos organismos aparecem nos mitos bíblicos do Jardim do Éden, do Dilúvio de Noé e da Torre de Babel.

21. A distribuição atual dos organismos pode ser explicada por causas históricas, tais como: surgimento de barreiras, junção, especiação e relações filogenéticas; e causas ecológicas, tais como: dispersão, condições físico-químicas do meio e suas interações bióticas (tolerância e adequação ao meio) e interações intra e interespecíficas.

22. É possível explicar tal distribuição através da vicariância. Uma vez que as espécies *Tal pessoa* e *Qual criatura* descendem de um único ancestral, a distribuição atual delas deve corresponder à distribuição de sua espécie ancestral. Como a América do Sul e a África foram formadas a partir da separação da Gondwana, então, a espécie ancestral deveria se distribuir pela Gondwana. Com fragmentação da Gondwana, uma parte da espécie ancestral ficou na placa da América do Sul, formando a espécie-filha *Tal pessoa*, e a outra parte ficou na placa da África, originando a espécie-filha *Qual criatura*.

Introdução à Zoologia

Referências

Aula 2

Foto. Charles Robert Darwin (1809 -1892)

FOTO NA PÁGINA 1 do livro: FUTUYMA, Douglas J. *Biologia evolutiva*. 2.ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 631 p.

Foto. Alfred Russel Wallace (1823-1913)

FOTO NA PÁGINA 5 do livro: FUTUYMA, Douglas J. *Biologia evolutiva*. 2.ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 631 p.

Foto. Willi Hennig (1913 -1976)

FOTO EM: KLUGE, Arnold G.; HENNIG, Bernd . *Willi Hennig*. Disponível em: <http://www.cladistics.org/about/hennig.html>. Acesso em: 04 fev. 2003. (segunda foto)

Foto. Ernst Mayr

FOTO NA PÁGINA 11 do livro: FUTUYMA, Douglas J. *Biologia evolutiva*. 2.ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 631 p.

Legenda: BRUSCA, G.; BRUSCA, R. *Invertebrates*. Massachusetts: Sinauer, 1991. 922 p.

Aula 7

AMORIM, D. de S. *Fundamentos de taxonomia filogenética*. Ribeirão Preto: Holos, 2002. 154 p.

Aula 9

MAYR, E. *Principles of systematic zoology*. New York: McGraw-Hill, 1969. p. 316.

Aula 10

PAPAVERO, N. *Fundamentos práticos de taxonomia zoológica: coleções, bibliografia, nomenclatura*. 2.ed. São Paulo: Ed. Unesp, 1994.

Aula 11

AMORIM, D.S. *Elementos básicos de sistemática filogenética*. 2.ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Entomologia, 1997.

Aula 12

PAPAVERO, N.; TEIXEIRA, D.M.; LLORENTE-BOUSQUETS, J. *História da biogeografia no período pré-evolutivo*. São Paulo: Plêiade/FAPESP, 1997. 258 p.

Aulas 14 a 19

BARNES, R.S.K.; CALOW, P.; OLIVE, P.J.W. *Os invertebrados: uma nova síntese*. São Paulo: Atheneu, 1995. 526 pp.

BRUSCA, R.C.; BRUSCA, G.J. *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer, 1990. 923 pp.

HOUILLON, C. *Embriologia*. São Paulo: Edgard Blücher/EDUSP, 1972. 160 pp.

MACRAE, Andrew. *Burgess shale fossils*. Disponível em: <http://www.geo.ucalgary.ca/~macrae/Burgess_Shale/> Acesso em: 31 mar. 2003.

RUPPERT, E.E.; BARNES, R.D. *Zoologia dos invertebrados*. 6a ed. São Paulo: Roca, 1996. 1.029 pp.

Aulas 20 a 31

BARNES, R.D. *Zoologia dos Invertebrados*. São Paulo: Roca, 1990. 1179p.

BARNES, R.S.K.; CALOW, P.; OLIVE, P.J.W. *Os Invertebrados: uma nova síntese*. São Paulo: Atheneu, 1995. 526p.

BRUSCA, R.C.; BRUSCA, G.J. *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer, 1990. 923p.

BRUSCA, R.C.; BRUSCA, G.J. *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer, 2003. 936p.

HICKMAN, C.P.; ROBERTS, L.S.; Larson. *A Integrated principles of Zoology*. 9.ed. St. Louis: Mosby-Year Book, 1993. 983p.

KARDONG, K. *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function Evolution*. New York: McGraw-Hill Science. 1997. 747p.

POUGH, F.H.; JANIS, C.M.; HEISE, J.B. *A Vida dos Vertebrados*. São Paulo: Atheneu, 2003. 699p.

SCHMIDT-NIELSEN, K. *Fisiologia Anima: Adaptação e Meio Ambiente*. São Paulo: Santos Livraria Editora, 1996. 600p.

STORER, T.I.; USINGER, R.L. *Zoologia Geral*. São Paulo: Companhia Editora Nacional, 1979. 757p.